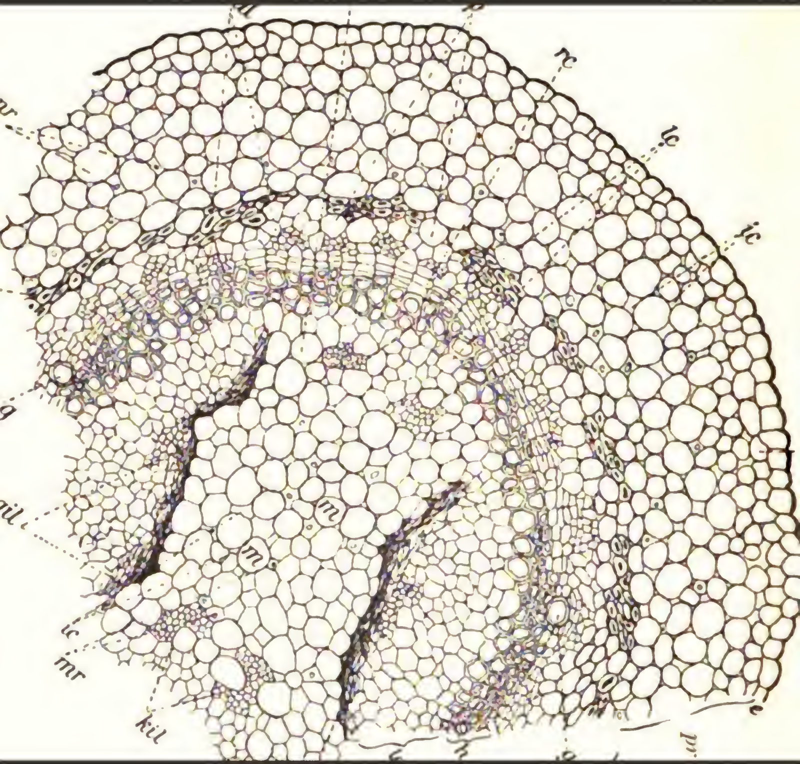


Botanisches Zentralblatt

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin in Marburg.

Band XXIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 17 Tafeln und 39 Abbildungen im Text.

1908
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.

Entwicklungszyklen bei Bakterien.*)

Von

Franz Fuhrmann,
Privatdozent an der Technischen Hochschule zu Graz.

Mit Tafel I.

Aus zahlreichen Untersuchungen entnehmen wir, daß die Bakterienzelle keineswegs unter allen Umständen ihre Form und Gestalt beibehält, weshalb jetzt von einer Unveränderlichkeit der Bakterien im Sinne Cohns nicht mehr die Rede sein kann. Während des ganzen Lebenslaufes ändert die Bakterienzelle ununterbrochen ihre Gestalt und die Summe aller dieser Veränderungen, die sich nicht nur an ihrer Gestalt, sondern auch an ihrer feineren Struktur abspielen, ist eben ihr Entwicklungskreis. Durch die Verwendung ganz bestimmter Nährmedien zur Zucht und ausgewählter äußerer Bedingungen gelingt es, ganz bestimmte Phasen aus dem Entwicklungskreis auszuwählen und nur diese sich immer wieder wiederholen zu lassen. Züchten wir beispielsweise den *Bacillus typhi abdominalis* auf schief erstarrtem Nähragar beim Temperaturoptimum in der Weise, daß wir nach zwölfstündigem Wachstum die Zellen immer wieder auf frisches Agar überimpfen, so werden wir im hängenden Tropfen ausschließlich kurze lebhaft bewegliche Stäbchen erkennen. Die fortwährende Erneuerung des Nährsubstrates hat zur Folge, daß sich die beweglichen Schwärmzellen unseres Bakteriums wieder in Schwärmtochterzellen und so fort teilen. Setzen wir aber mit den Überimpfungen aus und untersuchen eine mehrere Tage alte Agarkultur im hängenden Tropfen, dann beobachten wir neben beweglichen Zellen auch solche, die etwas verlängert sind und die Bewegungsfähigkeit ver-

¹) Nach den beiden während der 78. Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Stuttgart im September 1906 in der Abteilung für Botanik und Hygiene einschließlich Bakteriologie gehaltenen Vorträgen als vorläufige Mitteilung zusammengestellt. Dementsprechend entfielen Literaturangaben, die in der zusammenfassenden später folgenden Abhandlung über die Entwicklungskreise mehrerer *Pseudomonas*-Arten eingehende Berücksichtigung finden werden.

loren haben. Erst bei neuerlicher Überimpfung werden die letztgenannten Zellen zu Schwärmern, die sich weiter in bewegliche Tochterzellen teilen, welch letztere sich nach Erschöpfung des Nährbodens wieder in ruhende Zellen umwandeln. Wir haben also einen kleinen Entwicklungskreis vor uns, in dem zwei Formen scharf charakterisiert auffallen, die durch eine Reihe von weniger auffallenden Übergangsformen verbunden sind.

Auch bei den sporenbildenden Bakterienarten sind Entwicklungskreise bekannt. Ich erinnere an den Erreger des Milzbrandes, das *Bacterium Anthracis;* auch hier werden durch einige Generationen hindurch Kurzstäbchen gebildet. In der Folge treten gegliederte Fäden in den Vordergrund. Nach der Fadenbildung werden in diesen die Dauerformen, Sporen, erzeugt. Die restliche Sporenmutterzelle zerfällt und die freien Sporen können nun lange Zeit hindurch lebend bleiben und die verschiedensten schädigenden Einflüsse ertragen. Werden sie auf einen frischen Nährboden gebracht, keimen sie in ganz bestimmter Art und Weise und die neuentstandenen Kurzstäbchen durchlaufen wieder die gleichen Entwicklungsstadien, wie die Sporenmutterzelle.

Wir wissen aber weiter, daß in lange nicht überimpften Reinkulturen die Bakterien sehr verschiedene Wuchsformen annehmen, die von den meisten Untersuchern als Degenerationsprodukte oder Involutionsformen gedeutet werden; ähnliche Erscheinungen werden auch noch durch eine ganze Reihe äußerer Einflüsse hervorgerufen.

Es hat aber auch nicht an Forschern gefehlt, welche in diesen veränderten Formen entweder das Zeichen einer weitgehenden Pleomorphie der betreffenden Bakterienart sahen oder aber ganz bestimmte Phasen eines großen Entwicklungskreises. Haben doch zahlreiche Untersuchungen an den Erregern des Rotzes, der Pest, der Diphtherie und Tuberkulose Formen aufgedeckt, die die Zugehörigkeit dieser Mikroben zu den Bakterien sehr in Frage stellen.

Besonders eingehend und oft wurde der Erreger der asiatischen Cholera und überhaupt die verschiedenen Vibrionen auf ihre Formveränderlichkeit untersucht. Ich erwähne aus den vielen einschlägigen Publikationen nur die Arbeiten von Weibel, Kohlbrugge, Marx und Woithe, Matzuschita, Almquist, Maaßen, Gamaleia, Fischer und Hammerl, auf die hier des näheren nicht eingegangen werden kann.

Im allgemeinen geht aus allen Untersuchungen hervor, daß die Vibrionen inbezug auf ihre Form äußerst labil sind. Schon die in wenige Tage alten Vibrionenkulturen angehäuften Stoffwechselprodukte, nach Ruata insonderheit das gebildete Ammoniak, bewirken tiefgreifende Veränderungen in der feineren Struktur und in der Form der Zellen. Die gleiche Wirkung üben gewisse Neutralsalze des Natriums, Kaliums und besonders des Lithiums aus, wenn sie in geringeren oder höheren Konzentrationen in der Fleischbrühe oder im Nähragar vorhanden sind. Diese Ver-

suche haben auch die interessante Tatsache ergeben, daß die Formveränderungen keineswegs immer mit schweren Schädigungen des Bakterienprotoplasten verbunden sein müssen, sondern daß die andersgestalteten Zellen ihre Lebensenergie vollständig bewahrt haben und in entsprechende Bedingungen gebracht wieder Individuen der ursprünglichen Form hervorzubringen vermögen.

Daß wir nun berechtigt sind, in dem konstanten Auftreten dieser ungewöhnlichen Formen gewisse Typen der verschiedenen Stadien von Entwicklungszyklen der Bakterien zu erblicken, sollen die folgenden Untersuchungen zeigen.

Gelegentlich der bakteriologischen Untersuchung von Flaschenbieren züchtete ich Bakterienarten rein, die unter bestimmten Bedingungen immer bestimmte Formveränderungen aufwiesen. Diese sind immer von bestimmten Veränderungen des Zellinhaltes begleitet. Am genauesten habe ich diese Verhältnisse an *Pseudomonas cerevisiae* untersucht. Von einer eingehenden Besprechung aller Versuche sehe ich hier ab und hebe im Folgenden nur die wichtigsten heraus.

Die genannte Bakterienart[1]) gedeiht auf allen üblichen Laboratoriumsnährböden bei einer Temperatur von ungefähr 22° C. am besten. Die beispielsweise innerhalb von 48 Stunden auf neutraler zehnprozentiger Nährgelatine gewachsenen Zellen erscheinen im hängenden Tropfen untersucht annähernd gleich. Eine genaue Feststellung ihrer Größe ergibt nur geringfügige Unterschiede derselben. Die Mehrzahl der an den Enden leicht abgerundeten Stäbchen ist ausgezeichnet beweglich. Daneben finden sich verhältnismäßig wenig unbewegliche etwas verlängerte Zellen. Um nun den ganzen Verlauf der Entwicklung an einer Zelle in neutraler Nährbouillon bequem verfolgen zu können, fing ich die Bakterienzellen in den Maschenräumen von sehr dünn geschnittenen und dann sterilisierten Hollundermark- oder Sonnenblumenmarkplättchen. Diese beschickten Plättchen wurden dann in der sterilen feuchten Kammer gehalten und so dauernd beobachtet. In der Nährbouillon verläuft die Entwicklung nun folgendermaßen: Das bewegliche Kurzstäbchen verlängert sich ungefähr auf die doppelte Zellenlänge. Dabei wird die Bewegung träger. Diese besteht dann in einem geringen Hin- und Herwandern der verlängerten Zelle. Hierauf findet die Durchschnürung in der Mitte statt und plötzlich fahren die beiden Tochterzellen auseinander. Beide Tochterzellen verlängern sich dann ohne Einstellung ihrer Bewegung, die nur mit zunehmender Länge verlangsamt wird und unmittelbar vor der Durchschnürung beider Zellen den früher geschilderten Typus annimmt. Dann trennen sich die neuen Tochterzellen wieder. Diese Zellbildung wiederholt sich noch etliche Male. Die Bewegungsfähigkeit der Zellen nimmt allmählich ab. Es kommt

[1]) Vergl. Fuhrmann, F., Zur Kenntnis der Bakterienflora des Flaschenbieres. I. *Pseudomonas cerevisiae*. (Centralbl. f. Bakteriolog. Abt. II. Bd. XVI. 1906.)

zur Bildung längerer Zellen, die in der Folge sich nicht mehr von einander trennen, wodurch Fadenbildungen entstehen. Die kürzeren Fäden, an denen die Gliederung noch gut zu erkennen ist, führen schlängelnde Bewegungen aus, während die langen Fäden kaum mehr eine Gliederung zeigen und bewegungslos ruhen. Sowohl in den kurzen als auch in den längeren Fäden bemerkt man größere und kleinere etwas stärker lichtbrechende Pünktchen und Körnchen und an den Enden zahlreicher Zellen birnförmige Auftreibungen. Die Fäden lagern sich nun innig aneinander, ihre Konturen verschwinden mehr und mehr und schließlich ist nur mehr ein sogenannter Detritus vorhanden, in dem noch die genannten stärker lichtbrechenden Körnchen auffallen. In diesem Ruhestadium erhält sich eine Kultur von *Pseudomonas cerevisiae* Monate lang lebend. Auf einen frischen Nährboden übertragen entwickeln sich aus diesem Detritus neue Bakterienvegetationen.

Auf die färberischen Eigentümlichkeiten dieser stärker lichtbrechenden Kügelchen und Körnchen in den Fadenbildungen und im Detritus kommen wir später zurück.

Züchten wir nun *Pseudomonas cerevisiae* auf der schief erstarrten Agarfläche bei 34—35° C., so findet nur eine spärliche Vermehrung der Zellen statt und die oben angedeuteten Entwicklungsphasen werden in kurzer Zeit durchlaufen, wobei noch die Mehrzahl der Stäbchen den gleichen Entwicklungszustand zeigt, was natürlich die Beobachtung wesentlich erleichtert. Außerdem bewirkt die hohe Temperatur eine geringe Vergrößerung der Zellen, wodurch wieder die Protoplasmastruktur deutlicher zur Anschauung gelangt.

Die oben mitgeteilte Beobachtungsmethode mit Hollundermark in der feuchten Kammer hat viele Vorzüge, aber den Nachteil, daß nach kurzer Zeit Sauerstoffmangel eintritt. Durch öfteres Lüften kann dem allerdings vorgebeugt werden, dadurch erhöht sich aber die Gefahr einer Verunreinigung von außen. Aus diesen Gründen benutzte ich diese Versuchsanordnung in der Folge nur zur Beobachtung der verschiedenen Stadien innerhalb weniger Stunden.

Schon nach wenigen Stunden findet in der hohen Temperatur eine geringe Vergrößerung der Zellen in allen Dimensionen statt. Nach 12 Stunden finden sich nur mehr sehr wenig gut bewegliche Kurzstäbchen. Die Tochterzellen bleiben zu Fadenverbänden vereinigt, die zuerst noch eine Gliederung erkennen lassen, später aber den Eindruck echter Fäden machen. Nach 24 Stunden findet man fast ausschließlich lange Fäden, die im hängenden Tropfen untersucht Schlangenwindungen ausführen. Sie sind nicht im ganzen Verlauf gleich dick, sondern zeigen Einschnürungen und besonders an den Enden mehr oder weniger deutlich kolbige Auftreibungen. Nach 48 Stunden fallen schon im ungefärbten Zustande etwas stärker lichtbrechende Kügelchen und Körnchen in den Fäden und in den verlängerten Stäbchen auf. Letztere sind teilweise gebläht und besitzen dann ein homogenes nur äußerst wenig lichtbrechendes Plasma. Die Enden der Fäden und auch mittlere Partien sind

durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen und schwach gekörnten Inhalt ausgezeichnet. Nach drei Tagen gewahrt man schon den Bakteriendetritus vom oben geschilderten Typus, aus dem sich nach Überimpfung auf frisches Agar bei Zimmertemperatur neue Reinkulturen unseres Bakteriums entwickeln.

Die Veränderungen der Protoplasmastruktur der Bakterien in den verschiedenen Entwicklungsphasen bringen mit Methylenblau tingierte Ausstrichpräparate sehr gut zur Anschauung. Ich benutzte dazu wenigstens ein halbes Jahr alte wässrige Lösungen dieses Farbstoffes. Die Färbedauer betrug eine halbe Stunde bei Zimmertemperatur. Wie bekannt erleiden durch das Altern Methylenblaulösungen insofern eine Veränderung, als Methylenazur gebildet wird, welches basophile Zellbestandteile rot oder rotviolett färbt. Auch das Chromatin gewisser Protozoen färbt sich damit leuchtendrot.

Wenn wir nun Ausstrichpräparate von 24 stündigen bei 34·5° C. gehaltenen Agarkulturen unseres Bakteriums mit alter wässriger Methylenblaulösung färben, so finden wir neben homogen blautingierten Zellfäden von gleichmäßiger Dicke solche, deren Protoplasma eine feine Körnelung erkennen läßt. Diese kleinen Granula haben eine etwas dunklere Farbe angenommen. In den Ausstrichpräparaten älterer bei hoher Temperatur gehaltener Agarkulturen bemerkt man in Fäden und wenigen Einzelindividuen verstreut im Protoplasma bereits größere Granula, dessen Farbe rotviolett ist. In der Folge fließen die kleineren Körnchen zu größeren zusammen und endlich sieht man nur mehr ein einziges oder nur wenige in einem Zellfaden. Es hat eine endständige Lage. In den kolbigen Auftreibungen bemerkt man in der blau gefärbten Grundsubstanz oft mehrere rote Körner. Im gefärbten Bakteriendetritus finden sich die genannten Körner vollständig in einer schwach blau gefärbten Masse eingebettet. Allem Anscheine nach handelt es sich bei diesen Körnchen um ähnliche Gebilde, wie sie Babes und Ernst und Andere in den Bakterienzellen beschreiben und die mitunter auch als sporogene Körner bezeichnet wurden. Ich möchte nur mit Nachdruck hervorheben, daß diese Gebilde keineswegs Degenerationsprodukte sind, sondern gewiß eine große Bedeutung für die Erhaltung der Art besitzen, nachdem sich aus ihnen selbst nach Monaten noch Bakterienvegetationen entwickeln. Ob wir in diesen Bildungen eine kondensierte Kernsubstanz der Bakterienzelle erblicken dürfen, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls aber ist ihr färberisches Verhalten gegenüber Methylenazur sehr auffällig, nachdem der genannte Farbstoff gerade die Kernsubstanz der Malariaprotozoen und anderer niederer Tiere ebenso färbt. Aus diesem färberischen Verhalten allein einen Schluß auf die Chromatinnatur dieser roten Körner des Bakteriendetritus zu ziehen, erscheint mir dennoch nicht zulässig. Wohl aber sprechen viele andere Erscheinungen dafür, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, die aber in einer später erscheinenden Abhandlung berücksichtigt werden sollen. Bezüglich dieser Körnchen möchte ich nur noch hinzufügen, daß sie bei Differenzierungs-

färbungen den Farbstoff bedeutend länger zurückhalten als die übrige Bakterienzelle oder der Bakteriendetritus. Sogenannte endogene Sporen konnte ich bei *Pseudomonas cerevisiae* niemals nachweisen, weshalb wir in diesen Körnchen auch keine Sporenvorstufen erblicken dürfen.

Aus dem bisher mitgeteilten geht hervor, daß *Pseudomonas cerevisiae* in der Tat einen großen Entwicklungskreis durchläuft, dessen einzelne Phasen durch das Auftreten ganz bestimmter Formen und Zellstrukturen gekennzeichnet sind, die unter den genannten Bedingungen immer zu beobachten sind.

Bisher wurden Verhältnisse erörtert, die sich bei der Zucht von *Pseudomonas cerevisiae* in Fleischbrühe, Nährgelatine oder Agar finden. Die genannten Nährsubstrate enthalten noch sehr hoch zusammengesetzte Stickstoffquellen und fördern das Wachstum der meisten Bakterien ganz wesentlich. Man hat aber auch schon früh erkannt, daß wenigstens für eine große Anzahl von Bakterienarten sehr einfache Stickstoff- und Kohlenstoffquellen genügen, wenn gewisse Salze in sehr geringen Quantitäten gleichzeitig vorhanden sind. Die von Arthur Mayer angegebene „stickstofffreie, mineralische Nährlösung II (M-Nährlösung)“ enthält alle zum Aufbau der Bakterienzelle nötigen Elemente in entsprechenden Verbindungen mit Ausnahme des Stickstoffes, den ich als Chlorammonium in ein- bis zweiprozentiger Menge zufügte. Außerdem setzte ich noch als besondere Kohlenstoffquelle ein halb Prozent Saccharose zu. Es ist wohl überflüssig, die schon allseits anerkannten Vorzüge einer aus chemisch genau definierten und jederzeit in reiner Form erhältlichen Chemikalien hergestellten Bakteriennährsubstanz noch anzuführen. In der oben beschriebenen Nährlösung gedeiht unsere Bakterienart bei Zimmertemperatur noch gut, wenn auch die Vermehrung der Zellen verhältnismäßig langsam geschieht. Im allgemeinen sind die Wuchsformen dabei etwas vergrößert. Auch hier teilen sich die eingeimpften Kurzstäbchen zuerst in bewegliche Zellen, die sich von einander anfangs trennen, später aber zu Ketten vereint bleiben und ihre Bewegungen einstellen. Einzelne Glieder der Ketten und die zu zweit vereinten Stäbchen ändern dann ihre Form und nehmen eine Keulengestalt an, die an Diphtheriebazillen erinnert. Die an einem Zellpol aufgetretene Auftreibung wird immer größer; der Inhalt dieser Gebilde ist nicht mehr homogen, sondern ein oder mehrere etwas stärker lichtbrechende Kügelchen werden darin sichtbar. Die gegliederten Kettenverbände sind von zwei bis drei derartigen Bildungen ungleich abgeteilt. Auffallend ist die Erscheinung, daß sich in den Ketten immer zwei Auftreibungen oder Kolben mit ihrem Scheitel berühren, während die Endauftreibungen der zu zweit vereinten Stäbchen an den von einander entfernten Zellpolen auftreten. Während nun die kolbigen Auftreibungen immer größer werden, nimmt die Anzahl der etwas stärker lichtbrechenden Körperchen in den von Anschwellungen freien Zellen des Fadens ab und ihr Inhalt verliert mehr und mehr sein ursprüngliches Lichtbrechungsvermögen. Sobald die Kolben ihre volle Größe er-

reicht haben, hat auch der nichtkolbig verdickte Teil des einseitig kolbig verdickten Stäbchens seinen Inhalt fast vollständig verloren und erscheint etwas zusammengezogen und leer. Dadurch nähert sich die Gestalt der fertigen Endkolben der Kugelform, ohne aber jemals vollständige Kugelform anzunehmen. Diese Kolben bleiben nun wochen- und monatelang in diesem Nährsubstrat lebensfähig. Im gefärbten Ausstrichpräparat sind sie nach Methylenblautinktionen entweder homogen dunkelblauviolett gefärbt oder enthalten in einer hellblauen Grundmasse ein oder mehrere rotviolette Kügelchen. In sehr alten Chlorammoniumkulturen bildet sich ein Bodensatz, in dem sich neben sehr großen gut färbbaren Kolben in überwiegender Mehrheit die schon oft genannten Körnchen und Kügelchen finden. Aus den Kolben und den zuletzt genannten Kügelchen entwickeln sich nach Übertragung auf einen frischen Nährboden neuerlich schwärmende Kurzstäbchen.

Gerade im letztgenannten Nährboden sind die einzelnen Entwicklungsformen sehr scharf charakterisiert.

Die Untersuchungen von Matzuschita, Hammerl und Anderen haben ergeben, daß gewisse Neutralsalze, darunter auch $Cl\,N\,H_4$, einen gestaltgebenden Einfluß auf Bakterienzellen, insonderheit Vibrionen, ausüben. Ich kann diese Befunde bestätigen, jedoch mit der Einschränkung, daß nur die Größe der Zellen mit zunehmendem Salzgehalt bis zu einem gewissen Grade zunimmt und der Ablauf der einen Entwicklungsphasen dadurch beschleunigt wird. Dies gilt ganz besonders für das Chlorammonium. Erst ein großer Zusatz dieses Salzes von mindestens fünf Prozent bewirkt plötzliche Veränderungen der Bakterienformen, ohne daß dabei die einzelnen Entwicklungsstadien durchlaufen werden. Durch plötzlich erzeugte hohe Salzkonzentrationen wird aber das Wachstum vollständig unterdrückt und die Zellen deformiert. Es kommt dann überhaupt nicht zur Bildung aller jener Formen, die derartig schädigende Einflüsse zu überdauern vermögen. Von der Richtigkeit dieser Anschauung belehrt uns folgender einfacher Versuch: Bringen wir etwas einer mehrere Monate alten Agarkultur von *Pseudomonas cerevisiae* in die früher angegebene Chlorammonium-Saccharose-Nährlösung mit einem Gehalt von zehn Prozent $Cl\,N\,H_4$ und bewahren diese Aufschwemmung zwei Wochen hindurch auf, so findet keine formelle Veränderung der Kügelchen des Bakteriendetritus statt. Eine Entwicklung unterbleibt. Säen wir nun diese Aufschwemmung nach Abzentrifugieren der Chlorammoniumlösung auf Nähragar aus, so entwickeln sich zahlreiche Kolonien unseres Bakteriums. Behandeln wir aber eine 18stündige Agarkultur ebenso, so werden die Zellen getötet, trotzdem das davon angefertigte Präparat eine Menge hypertropher Wuchsformen zeigt. Dieser Versuch zeigt aber noch mehr. Wie wir sehen, sind die jungen Schwärmzellen gegen schädigende Einflüsse viel weniger widerstandsfähig als die Formen des Endstadiums im Entwicklungskreis.

Dies liegt aber auch in der Natur des Entstehens der einzelnen Formen des Entwicklungszyklus. Die verschiedenen scharf unter-

scheidbaren Formen entstehen entsprechend der Abnahme der günstigen Ernährungsbedingungen. Solange sozusagen optimale Bedingungen herrschen, entwickelt unser Bakterium ausschließlich Schwärmzellen. Erst später kommt es zur Bildung aller jener Formen, die unter den immer ungünstiger werdenden äußeren Verhältnissen für die Erhaltung der Art durch ihre zunehmende Widerstandsfähigkeit von der größten Bedeutung sind. Ganz analoge Verhältnisse finden wir ja auch bei den sporenbildenden Bakterien. Die in der freien Natur vegetierenden Bakterien sind nun so manchen plötzlich auf sie einstürmenden Schädlichkeiten ausgesetzt und solchen, die allmählich in verstärktem Maße auf sie wirken. Gegen erstere werden sie schutzlos, gegen letztere aber durch die Endformen ihres Entwicklungskreises gefeit sein. Solche langsam wirkende Einflüsse können wir nun künstlich in den Reinkulturen dadurch schaffen, daß wir die betreffende Bakterienspezies in Nährsubstraten züchten, die eben noch eine Vermehrung der Zellen zulassen. Dieses ist nun durch die Verwendung sehr einfacher Stickstoffquellen, wie es $ClNH_4$ ist, leicht erreichbar. Andere Bakterienarten, die sich nur bei der Darreichung komplizierter Stickstoffquellen zu vermehren vermögen, müssen wieder bei der für sie eben noch ausreichenden N.-Quelle kultiviert werden.

Es erhebt sich nun die Frage, ob jede Zelle den ganzen geschilderten Entwicklungskreis durchmachen muß oder ob durch Übertragung auf optimale Nährböden sich aus jeder Zwischenform die Stäbchenform wieder rückbilden kann. Für *Pseudomonas cerevisiae* läßt sich die Frage dahin entscheiden, daß in der Tat sich jede Form des Entwicklungskreises wieder in die Kurzstäbchenform zurückführen läßt. Jede Chlorammoniumreinkultur enthält ja die verschiedenen Entwicklungsformen gleichzeitig, da bei der Verimpfung durchaus nicht nur gleichaltrige und gleichwertige Zellen übertragen werden. Wenn wir daher in einem hängenden Tropfen etwas von einer Chlorammoniumkultur oder einer bei höherer Temperatur gezüchteten Agarkultur unseres Bakteriums in Peptonwasser verimpfen, können wir die Neubildung der Kurstäbchen direkt unter dem Mikroskop verfolgen. Es ergibt sich dabei die bemerkenswerte Tatsache, daß bei der Rückentwicklung der Zwischenformen genau die bereits durchlaufenen Stadien in umgekehrter Reihenfolge bis zum Kurzstäbchen zurückgelegt werden, wenn das Stadium der Endkolben noch nicht vollständig erreicht ist. Die etwas stärker lichtbrechenden Kügelchen verteilen sich in den Fadenbildungen in Form immer kleinerer Körnchen, wodurch der Zellinhalt ein immer homogeneres Aussehen erhält. Dann findet ein Zerfall in die einzelnen noch verlängerten Glieder statt, die sich dann durch Teilung in die schwärmenden Kurzstäbchen verwandeln. Sobald aber die Endkolben vollständig ausgebildet sind, wird nicht mehr das Stäbchen durch rückläufige Durchwanderung des Kolbenbildungsprozesses gebildet. Die Endkolben zeigen dann in ihrem Inhalt untereinander gleichgroße Körnchen und bekommen das Aussehen von Sporangien. Am verschmälerten Ende des Kolbens treten dann diese Körnchen unter Zunahme ihrer Größe

in Gestalt von Stäbchen aus, die noch als Kette vereint dem Kolben anhängen. Dann erst werden die Glieder frei und schwärmen als Kurzstäbchen in der Flüssigkeit. Auch aus den mit Methylenazur rotviolett färbbaren Kügelchen des Bakteriendetritus bilden sich kurze Kettchen, die sich dann in die schwärmenden Zellen auflösen.

Eine andere bemerkenswerte Erscheinung möchte ich nicht verschweigen, trotzdem ich sie noch nicht weit genug verfolgen konnte, um sie vollkommen zu erklären. Bei der Rückbildung der Fäden und verlängerten Stäbchen, entstehen meistens seitlich an der Zellwand kleine Warzchen, die sich langsam vergrößern und schließlich als homogene schwach lichtbrechende Kugeln abgestoßen werden. In einzelnen solchen Gebilden beobachtet man in der Folge eine Zerteilung des Inhaltes in 6—8 sich scharf abhebende Kügelchen, die dann austreten und sich nur wenig bewegen. Sie sind sehr klein und besitzen eine runde Form. Später findet man sie nicht mehr in der Kultur. Trotz eifriger Bemühungen ist es mir bis jetzt nicht gelungen, festzustellen, was aus ihnen wird. Ich muß deshalb die Frage offen lassen, ob sie für die weitere Entwicklung der Bakterienart von Bedeutung sind oder nur vergängliche Ausscheidungen der Bakterienzelle darstellen. Anknüpfend an diese Beobachtung möchte ich nur hinzufügen, daß *Pseudomonas myxogenes*, eine aus Flaschenbier isolierte Bakterienart, auf die ich im folgenden noch zurückkomme, auf der Nährgelatine zwei differente Oberflächenkolonieformen regelmäßig bildet. Im Anfang dachte ich natürlich an eine Verunreinigung. Ich impfte nun unter dem Mikroskop von jeder Kolonie ab, und die davon angelegten Agarkulturen zeigten nicht die geringsten Unterschiede, ebensowenig konnte ich in gefärbten und ungefärbten Präparaten Differenzen zwischen den Stäbchen aus beiden Kolonien beobachten. Goß ich neuerlich Platten, so erhielt ich abermals beide Kolonieformen. So oft ich auch diese Versuche wiederholte, die Ergebnisse blieben gleich. Es wurden übrigens auch von Dahmen für den Erreger der asiatischen Cholera zwei konstant auftretende Formen von Gelatineoberflächenkolonien beschrieben. Auch *Pseudomonas cerevisiae* läßt geringe Unterschiede in den Kolonieformen auf der Gelatine bemerken, ebenso noch einige andere aus Flaschenbieren reingezüchtete Bakterienarten. Ob wir für das Auftreten der beiden verschiedenen Formen gerade Generationen unserer Bakterienart, die von den oben beschriebenen aus den Kugeln ausgetretenen kleinsten Formen abstammen, verantwortlich machen dürfen, vermag ich zur Zeit nicht zu entscheiden. Voreilige Schlüsse dürfen eben nicht gezogen werden.

Wir haben nun gesehen, daß sozusagen unter allen Bedingungen gewisse konstante Formveränderungen auftreten. Wenn ich kurz zusammenfassend meine Versuchsergebnisse mit *Pseudomonas cerevisiae* wiederhole, ergeben sich folgende Tatsachen:

Pseudomonas cerevisiae durchläuft während ihres Lebens in verschiedenen Nährsubstraten einen ganz bestimmten Entwicklungskreis, dessen einzelne Phasen durch das

Auftreten gut charakterisierten Formen gekennzeichnet sind. Die verschiedenen äußeren Bedingungen, wie erhöhte Temperaturen und mäßiger Zusatz von Chlorammonium oder andren Salzen verändern die dabei auftretenden Formen nur in Bezug auf die Größe, wodurch die Untersuchung der gebildeten Entwicklungsformen wesentlich erleichtert wird. Auch treten dabei die einzelnen Entwicklungsphasen viel deutlicher hervor, als in den mit Stoffwechselprodukten überladenen Reinkulturen in exquisit ausgezeichneten Nährsubstraten bei optimaler Temperatur. Aus diesen Gründen empfiehlt es sich, die Entwicklungskreise der Bakterien bei ihrer Zucht in einer das Wachstum eben noch zulassenden Nährlösung von ganz bestimmter Zusammensetzung, die jederzeit wieder genau gleich herstellbar ist. In solchen Nährlösungen bildet im Verlaufe der Entwicklung unsere Bakterienart verschiedene Formen, die von den meisten Autoren als Degenerationsprodukte bezeichnet wurden und noch werden, die sich aber bei genauerer Untersuchung als vollständig lebensfähig, ja sogar als widerstandsfähiger erweisen als die als normal und typisch betrachteten schwärmenden Kurzstäbchen. Wir haben also in den Endformen des Entwicklungskreises unserer Bakterienart Gebilde vor uns, die für die Erhaltung der betreffenden Bakterienspezies von der allergrößten Bedeutung sind. Freilich ist ihre Resistenz gegen hohe Temperaturen viel geringer als die der Sporen. Trotzdem vertragen sie eine längere Austrocknung und die Einwirkung einer Reihe von schädlichen Einflüssen, wie sie sich in der freien Natur finden. Dazu rechne ich in erster Linie die Einwirkung hoher Salzkonzentrationen. In der Natur finden sich Bakterien überall dort, wo Wasser ist. Die Wassermenge ist aber fortwährenden Schwankungen unterworfen und sehr oft wird den Bakterien dieses lebenswichtige Substrat für längere Zeit vollständig entzogen. Es ist also für die Erhaltung der Art geradezu die Bildung entsprechender, Trockenperioden überdauernder Entwicklungsstadien eine Notwendigkeit. Geschähe dies nicht, müßten in kurzer Zeit eine große Menge von bekannten Bakterienarten des Ackerbodens und der Erde überhaupt aussterben. Bis es aber zur kompletten Austrocknung kommt, wirken auf die Zelle immer zunehmende Konzentrationen der gelösten Bestandteile ein. Auch gegen diese die Zelle in gewissen Stadien ihrer Entwicklung äußerst schädigenden Einflüsse schützt sie sich durch die Bildung dagegen resistenter Formen.

Es haben sich schon zahlreiche Autoren mit der Frage nach der Ursache der formellen Veränderungen der Bakterienzelle beschäftigt und dafür chemisch-physikalische Einflüsse verantwortlich gemacht. So geben Schwankungen in der Konzentration der Salzlösungen zu osmotischen Störungen Anlaß, die sich natürlich auch in der Struktur und Form der Zelle wiederspiegeln werden. Ich erwähne nur die plasmolytischen Erscheinungen. Treten derartige Störungen plötzlich mit großer Intensität auf, kommt es zur Vernichtung der Zellen, schwellen sie aber allmählich an, dann sind sie eben nur ein äußerer Reiz für die Bildung der entsprechenden Schutzformen, denn es ist mit dem Begriff der lebenden Zelle un-

vereinbar, sie einfach als Spielball der auf sie einstürmenden äußeren Einflüsse aufzufassen.

Mit der Feststellung des Entwicklungszyklus von einer einzigen Bakterienart ist aber noch nicht viel getan. Daraus kann für die vielen anderen Bakterienarten nichts verallgemeinert werden. Es könnte ja die früher angegebene Chlorammoniumnährlösung auf alle darin überhaupt wachsenden Bakterienarten den gleichen Einfluß ausüben, womit allerdings die Zusammengehörigkeit aller Bakterien und eine Pleomorphie derselben im richtigen Sinne des Wortes erwiesen wäre. Anderseits könnte sich jede Bakterienart dem genannten Nährsubstrat gegenüber und inbezug auf die hohen Temperaturen anders verhalten, womit wieder auf eine sehr große Selbstständigkeit der einzelnen Bakterien hingewiesen und der bisher im allgemeinen nur auf physiologischen Merkmalen aufgebaute Zusammenhang zwischen einzelnen Bakterienarten noch mehr gelockert würde. Ich konnte nun aus Flaschenbier eine zweite Bakterienart isolieren, die ich wegen ihrer Fähigkeit, Schleim zu bilden, *Pseudomonas myxogenes* nannte. Diese Bakterienart ist etwas kleiner als *Pseudomonas cerevisiae* und besitzt die Fähigkeit, einen fluoreszierenden Farbstoff zu bilden. Sie unterscheidet sich noch durch viele andere physiologische Merkmale, auf die hier nicht eingegangen werden kann, und bildet überdies noch wesentlich anders aussehende Kolonien auf der neutralen zehnprozentigen Nährgelatine. Beide genannten Bakterienarten sind eigentlich nur durch ihre Begeißelung einander nähergebracht, da sie an einem Ende ein Büschel von Geißeln tragen. *Pseudomonas myxogenes* verhält sich nun hinsichtlich ihres Entwicklungskreises bei hohen Temperaturen und in Chlorammoniumnährlösung ebenso wie *Pseudomonas cerevisiae.* Wir müssen also diese beiden Bakterienarten trotz ihrer bedeutenden sonstigen Unterschiede verwandtschaftlich knapp aneinander reihen. Bei diesen Bieruntersuchungen fand sich noch eine Bakterienart, die im wesentlichen ebenfalls den gleichen Entwicklungskreis aufweist. Es erscheint mir überflüssig, hier nochmal auf die Besprechung der einzelnen Formen einzugehen. Ich habe dann noch eine sich kulturell und in ihrer Wirkung auf die verschiedenen Nährböden scharf von der überall vorkommenden *Pseudomonas fluorescens* unterscheidende *Pseudomonas dermatogenes* aus Bier isoliert, die ebenfalls einen fluoreszierenden Farbstoff bildet. Die letztgenannte Bakterienart unterscheidet sich von der fluoreszierenden *Pseudomonas myxogenes* durch die von ihr hervorgerufenen Zersetzungen der Nährsubstrate verhältnismäßig nur wenig. Untersucht man aber ihren Entwicklungszyklus, so findet man wesentlich andere Formen, sodaß in verwandschaftlicher Beziehung diese beiden Arten weit von einander zu stellen sind, trotz ihres ähnlichen biologischen Verhaltens. Der Entwicklungszyklus von *Pseudomonas dermatogenes* gleicht aber dem von *Pseudomonas fluorescens* Mig. Diese wenigen Andeutungen werden genügen, um die Hinfälligkeit der Verwendung von Lebensäußerungen, bestehend in Veränderungen des Nährsubstrates und in Bildungen bestimmter Produkte, als artbestimmende Merkmale darzutun

Ebenso ungerechtfertigt ist es, die Tierpathogenität oder gar die Virulenz als charakteristisches Speziesmerkmal anzuführen. Andererseits aber besitzen wir in den Entwicklungskreisen der einzelnen Bakterienarten für sie scharf charakterisierte und soweit die Erfahrung bisher lehrt, dauernde Merkmale, auf die ein natürliches System der Bakterien aufgebaut werden kann. Auch werden dadurch neue verwandschaftliche Beziehungen der einzelnen Bakterienarten unter einander aufgedeckt. Welch reiche Ergebnisse entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von sporenbildenden Bakterenarten liefern, haben die schönen Arbeiten von Migula und Arthur Mayer und ihre Schule und Andere gezeigt. Auch die neueren Abhandlungen über die Strukturen der sich teilenden Bakterienzellen haben für die Beurteilung der Stellung der Bakterienzelle in der belebten Natur beachtenswerte Winke gegeben. So interessant eine eingehende Erörterung aller dieser Befunde wäre, muß ich hier doch darauf verzichten und mir dieselbe für meine spätere umfassende Darstellung aufsparen, worin die Entwicklungszyklen noch einer Reihe von anderen *Pseudomonas*-Arten besprochen werden sollen.

Tafelerklärung.

Fig. 1 stellt das Photogramm eines mit 1/3 Karbolfuchsin gefärbten Ausstrichpräparates einer 24stündigen bei Zimmertemperatur gewachsenen Peptonwasserkultur von *Pseudomonas cerevisiae* bei 1000facher Vergrößerung dar. Wir sehen hier nur kurze an den Enden abgerundete Stäbchen, an denen keine besonderen färberischen Erscheinungen festzustellen sind.

„ 2. Von der in Figur 1 dargestellten Bakterienkultur wurde eine Abimpfung auf Fleischwasser-Agar gemacht und 18 Stunden bei 34,5° C. gehalten. Den nach dieser Zeit mit 1/3 Karbolfuchsin tingierten Agarrasenausstrich von *Pseudomonas cerevisiae* zeigt unser Photogramm bei 1000facher Vergrößerung. Wir sehen die verlängerten und teilweise zu Fäden umgewandelten Stäbchen, in deren Inhalt durch die intensive Fuchsinfärbung ein Hervortreten von Strukturen verhindert ist.

„ 3. Der hier dargestellte Ausstrich stammt von einer durch 24 Stunden bei 34,5° C. gehaltenen Agarkultur von *Pseudomonas cerevisiae*, bei 1000facher Vergrößerung. Gefärbt wurde aber mit alter, wässriger Methylenblaulösung durch eine Viertelstunde. Die Fadenbildung ist weiter fortgeschritten. In dem nur blaßblau tingierten Plasma der Fäden sehen wir dunkle, verschieden große Körnchen, die sich an gewissen Stellen, besonders an den Polen zu größeren im Photogramm schwarz aussehenden Massen vereint haben. Alle diese Gebilde erscheinen im Präparat violettrot gefärbt.

„ 4. Dieses Photogramm entspricht einer 48 Stunden bei 34,5° C. gezüchteten Agarkultur von *Pseudomonas cerevisiae*, doch bei 2000facher Vergrößerung. Die kleinen Körnchen haben sich zu größeren Kugeln gesammelt, die im schwach gefärbten Plasma liegen. Das Bild erinnert an einen sporentragenden Zellfaden. Doch wurde auch hier mit Methylenblau gefärbt und die schwarzen Kügelchen sind im Präparat vom Methylenazur rot-

violett tingiert. Bei der Anwendung der üblichen Sporenfärbungsmethoden entfärben sie sich in der vorgeschriebenen Differenzierung vollständig.

Fig. 5. Hier sehen wir den mit Methylenblau gefärbten Bakteriendetritus von *Pseudomonas cerevisiae*, bei 1800facher Vergrößerung. In der kaum gefärbten und nur wenig strukturierten Grundmasse liegen die schwarzen, in Wirklichkeit rotviolett tingierten Körnchen, die sich durch Resistenz gegen Trockenheit und höhere Salzkonzentrationen auszeichnen. Aus ihnen entwickeln sich auf frischen Nährböden neue Bakterienvegetationen.

„ 6. *Pseudomonas cerevisiae* wurde bei Zimmertemperatur durch fünf Tage in Chlorammonium-Saccharose-Nährlösung gezüchtet und von der entstandenen zarten Kahmhaut ein mit Methylenblau gefärbtes Ausstrichpräparat hergestellt. Vergrößerung 1200fach. Die Zellen sind vergrößert und zum Teil keulenförmig aufgetrieben. Dieser Teil ist dunkler gefärbt. Außerdem fallen die Kettenverbände auf. Die feinen Körnchen im Plasma kommen im Photogramm nicht mehr zur Anschauung.

„ 7. Auch hier sehen wir neben Fadenbildung und gering kolbig aufgetriebenen Zellen einen schön ausgebildeten Endkolben. Vergrößerung 1200.

„ 8. Dieses bei 1000facher Vergrößerung aufgenommene Photogramm eines Ausstriches einer Chlorammonium-Saccharose-Kultur von *Pseudomonas cerevisiae* zeigt sehr schön die Entstehung der Endkolben. Gefärbt wurde mit Methylenblau. Im linken Zellenpaar enthält die kolbige Auftreibung nur ein kleineres dunkel gefärbtes Korn, das in den rechten Zellen bereits die volle Größe erreicht hat und den ganzen Kolben erfüllt.

„ 9 entspricht ebenfalls einem aus Chlorammonium-Saccharose-Kultur von *Pseudomonas cerevisiae* hergestellten mit $^1/_3$ Karbolfuchsin gefärbten Ausstrichpräparat. In dem linken Zellenpaar sieht man an der unteren Zelle ein seitliches Knöpfchen, das später abgeschnürt wird und mitunter in kleinste Teile zerfällt, deren weiteres Schicksal ich noch nicht feststellen konnte. Die anderen Zellen zeigen sehr schöne kolbige Auftreibungen. Vergrößerung 2000.

„ 10. Es wurde der Bodensatz einer älteren Chlorammonium-Saccharose-Kultur von *Pseudomonas cerevisiae* in Peptonwasser verimpft. Nach 12 Stunden fertigte ich davon ein Ausstreichpräparat an und färbte es mit Methylenblau. Unser Photogramm zeigt uns einen Endkolben, aus dem sich die lichtblau tingierten Stäbchen entwickeln. Man sieht daran die Zellkette noch hängen. Die im Präparat gut sichtbare Struktur des Endkolbens, resp. die präformierten Stäbchen darin kommen im Photogramm nicht zum Ausdruck. Vergrößerung 1200.

Ozellen und Lichtkondensoren bei einigen Peperomien.

Von

Dr. P. Schürhoff.

Mit Tafel II und III.

1. **Peperomia metallica** Lind. et Rod.

Bei den Vorbereitungen zu einer Vorlesung fand ich im Blattquerschnitt von *Peperomia metallica* an Stelle der Palisadenzellen eiförmig gestaltete Zellen, die mit der Spitze nach der Unterseite des Blattes orientiert waren, während der halbkugelförmige Teil der Oberseite zugekehrt war.

Diese Form der Assimilationszellen ist bereits von Noll[1]) bei verschiedenen *Selaginellen* beobachtet worden und als Beleuchtungsapparat erklärt. „Die[2]) nach außen gewölbten Zellen wirken als linsenförmige Lichtkondensoren, in dem die senkrecht zur Oberfläche des Blattes einfallenden Strahlen teils durch Brechung, teils durch totale Reflexion an der Trichterwand gegen die Basis der Zelle geleitet werden und die hier angesammelten Chloroplasten intensiver durchleuchten."

Die trichterförmigen Palisadenzellen von *Peperomia metallica* zeichneten sich in verschiedener Weise aus. Sie enthielten Chlorophyllkörner, jedoch stets nur vier. Diese waren von außerordentlicher Größe, sie lagen stets in dem unteren Teile der eiförmigen Zelle, so daß in derselben Weise wie nach Noll's Untersuchungen bei den *Selaginellen* auch hier die Lichtstrahlen stets auf den Assimilationsapparat reflektiert wurden. Ganz auffallend war, daß die Chloroplasten stets gleiche Größe besaßen, fast vollkommen rund waren und die des Schwammparenchyms an Größe um das Mehrfache übertrafen.

Der durch die Form der Zellen und die Lage der Chloroplasten geschaffene Beleuchtungseffekt wird aber noch wesentlich

[1]) Noll, Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg. Bd. III. 1888.
[2]) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904. S. 257.

gefördert durch das Vorkommen von Kalziumoxalatdrusen in ungefähr der Hälfte aller Palisadenzellen.

Figur 1 zeigt diese eigenartigen Palisadenzellen schräg von unten. Man sieht die Vierzahl der Chloroplasten, besonders deutlich bei *a*; *b* zeigt die großen Kalziumoxalatdrusen. Das Photogramm wurde nach einem frischen, ungefärbten Schnitt hergestellt.

Das Blatt von *Peperomia metallica* besitzt, ebenso wie alle andern *Peperomia*-Arten, unter der Epidermis der Oberseite ein Hypoderm; dieses ist bei *Peperomia metallica* mehrschichtig, was bei andern *Peperomia*-Arten auch vorkommt, wie es insbesondere Pfitzer[1]) nachgewiesen hat.

In neuerer Zeit hat Haberlandt[2]) in der Epidermis von *Peperomia metallica* Zellbildungen gefunden, die er als Lichtsinnesorgane anspricht. Die sehr auffallenden eiförmigen Palisadenzellen mit ihren eigenartigen Lichtkondensoren beschreibt er nicht. Seine diesbezüglichen Ausführungen seien im folgenden kurz angeführt:

„Die großen Laubblätter von *Peperomia metallica* sind mit einem mächtigen Wassergewebe versehen und besitzen auf ihrer Oberfläche zahlreiche fast kreisrunde Höckerchen, die mehrzellige Sammellinsen vorstellen. Auf dem Blattquerschnitt sieht man, daß jede Linse von einer Gruppe tangential geteilter Epidermiszellen gebildet wird, die sich sphärisch vorwölbt. Genau unter der Mitte dieser Linse befindet sich eine Ölzelle mit etwas abgeflachtem Öltropfen, der als zweite Sammellinse fungiert. Stellt man beim Linsenversuch auf die untere Querwand der unter der Ölzelle gelegenen relativ niedrigen Wassergewebezelle ein, so sieht man wieder in der Mitte das hell leuchtende Mittelfeld, umgeben von einem ganz dunkeln Saume, und um diesen herum noch einen ziemlich breiten lichten Hof als optischen Effekt der flachen epidermalen Sammellinse. Bei schräger Beleuchtung tritt selbstverständlich wieder eine prompte Verschiebung dieser Helligkeitsverteilung ein. — Die gewöhnlichen Epidermiszellen sind mit flachen Außenwänden und ebensolchen oder nur schwach gebrochen vorgewölbten Innenwänden versehen, zur Lichtperzeption daher nicht geeignet."

Zu diesen Ausführungen Haberlandt's möchte ich bemerken, daß es mir nicht gelungen ist, die beschriebenen „Ozellen" an *Peperomia metallica* aufzufinden. Die Epidermis bestand stets aus kaum vorgewölbten Zellen; Öltropfen fanden sich in der Hypodermis überhaupt nicht vor. Dagegen besaß die Oberseite des Blattes sowohl wie die Unterseite zahlreiche Drüsenhärchen, die sich in muldenförmigen Einsenkungen der Epidermis befanden, so daß das Drüsenköpfchen kaum zur Hälfte über die Oberfläche der Epidermis hervorragte (s. Fig. 6, *a*.).

---

[1]) Pfitzer, Mehrschichtige Epidermis etc. (Pringsheims Jahrbücher. Bd. VIII. 1871—72. S. 26—31.)

[2]) Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905. Seite 116.

Bei Lupenbetrachtung sieht man denn auch, besonders deutlich an der glänzenden Blattoberseite, die grübchenartigen Vertiefungen, in denen diese Drüsenhaare sitzen. Linsenförmige Erhöhungen der Epidermis waren nicht wahrzunehmen.

Dagegen scheinen die Drüsenhaare der Oberfläche zur Lichtperzeption geeignet; sie stehen in dieser Beziehung wohl auf einer Stufe mit den Öltröpfchen, denen Haberlandt[1]) bei *Peperomia magnoliaefolia* diese Eigenschaft zuschreibt, auch „die darunter befindliche Wassergewebszelle ist $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ mal so hoch als die Ölzelle“.

Die Palisadenzellen enthalten einen verhältnismäßig großen Zellkern, außerdem sehr häufig eine Kalziumoxalatdruse und die vier großen runden Chloroplasten. Die Kristalldrusen wirken augenscheinlich als Lichtkondensoren und -Reflektoren; sie liegen stets zwischen Lichtquelle und den Chloroplasten.

Kocht man ein ganzes Blatt in Chloralhydrat — man kann auch die Epidermis der Oberseite mit der Hypodermis vorher abziehen, was keine Schwierigkeiten verursacht — so sieht man bei mikroskopischer Betrachtung, daß die Kristalldrusen stets in den Palisadenzellen vorhanden sind, die über den Nerven liegen, sie begleiten auf diese Weise die einzelnen Gefäßbündel und zwar in Reihen von sechs bis zwölf nebeneinander; auf diese Weise wird beinahe die Hälfte aller Zellen mit Kristalldrusen versehen.

Die regelmäßige Vierzahl der Chlorophyllkörner legte die Vermutung nahe, daß es sich eventuell um selbständige organische Lebewesen handeln könnte, vor allem fanden sich Analogien mit *Cyanophyceen*, speziell mit *Gloeocapsa* ähnlichen Formen. Versuche, die darauf ausgingen, diese Chlorophyllapparate zu isolieren und außerhalb der Pflanze zu züchten, hatten bisher jedoch keinen Erfolg. Auch gelang es nicht mit Hilfe der neuesten mikrotechnischen Methoden Zellkerne nachzuweisen, was ja bei den *Cyanophyceen* immer noch auf große Schwierigkeiten stößt, wenn auch die Arbeiten von Kohl[2]) und Olive[3]) das Vorhandensein von Zellkernen bei den *Cyanophyceen* sichergestellt haben.

Gegen die Annahme, daß es sich um selbständige Lebensformen handeln könnte, spricht vor allem der Umstand, daß diese Assimilationsorgane in lebende Zellen eingeschlossen sich vorfinden, während wir sonst bei Symbiose der *Cyanophyceen* ein Vorkommen derselben nur in den Interzellularen finden. Ausschlaggebend ist diese Tatsache darum noch nicht, so daß wir durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung und vergleichende Anatomie allein eine Klarstellung dieser Verhältnisse gewinnen können.

Das entwickelte Blatt zeigt also, wie erwähnt, unter der ein- bis mehrschichtigen Hypodermis als einzige Palisadenschicht die charakteristischen eiförmigen Zellen. Die Hypodermiszellen sind bedeutend größer, so daß an der Basis der einzelnen Hypodermis-

[1]) Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. S. 116, 117.

[2]) Kohl, J. G., Über die Organisation und Physiologie der *Cyanophyceen-Zelle* etc. Jena 1903.

[3]) Olive, E. W., Methodic division of the muclei of the *Cyanophyceae*; (Beihefte z. bot. Centralblatt. 1904. S. 10.)

zelle ungefähr vier bis zehn (im Querschnitt meist zwei bis drei) Palisadenzellen anliegen. Interzellularräume werden zwischen beiden Zellenlagen nicht gebildet. Im Querschnitt zeigen die Palisadenzellen nach Fixierung mit Chromosmiumessigsäure und Färbung mit Safranin-Gentianaviolett einen Zellkern, der ungefähr in der Mitte der Zelle liegt, meistens gerade oberhalb der Chloroplasten und noch in Berührung mit ihnen. Zum Unterschiede von den Kernen der Hypodermis und des Parenchyms besitzt er stets runde Gestalt, während die erwähnten anderen Kerne sehr häufig gestreckt sind.

Im unteren Drittel, bez. in der unteren Hälfte liegen die vier großen, intensiv dunkelgrün gefärbten Chlorophyllkörner. Sie haben runde, höchstens etwas eiförmige Gestalt. Mit Chloralhydrat aufgehellte, oder auch einige Zeit in Wasser liegende Präparate lassen in den Körnern ein maschiges Gewebe erkennen. Bei der Färbung mit Safranin-Gentianaviolett haben sie ein blaßrötliches Aussehen erhalten. Im Innern zeigen sie mehrere dunkler gefärbte Körnchen, hier und da scheint ein größeres dieser Körnchen von einem helleren Hofe umgeben zu sein.

Während bei den höheren Pflanzen ein begrenztes, fest bestimmtes Mengenverhältnis von Chloroplasten in der einzelnen Zelle bisher nicht bekannt war, finden wir, z. B. bei der Lebermoosgattung *Anthoceros*[1]), in den assimilierenden Thalluszellen einen einzigen Chloroplasten. Bei *Selaginella* kommen ebenfalls ein, bei manchen Arten auch zwei Chloroplasten vor, z. B. bei *Selaginella caesia*. Die von Haberlandt[1]) gegebenen Abbildungen, Figur 97 A und B, zeigen in mehrfacher Beziehung große Ähnlichkeit mit den Palisadenzellen von *Peperomia metallica*. Sie sind gleichfalls mit einer linsenförmig vorgewölbten oberen Membran versehen; die Chloroplasten liegen auch im unteren Teile der etwas trichterförmig gestalteten Zelle, während der obere Teil frei bleibt; der Zellkern ist ebenso wie bei *Peperomia* gelegen.

Die Unterschiede liegen vor allem an dem regelmäßigen Vorkommen der gleich zu besprechenden Kristalldrusen, die der *Peperomia* eine noch größere Ausnutzung der Lichtstrahlen ermöglichen. Diese Drusen aus oxalsaurem Kalk fehlen fast in keiner Zelle, während sie sonst im Blatte überhaupt nicht vorkommen. Die einzelnen Spitzen der Drusen sind besonders scharf. Kocht man ein Blattstückchen in Chloralhydrat, oder legt man es durch Alkohol und Xylol in Canadabalsam ein, so findet man, daß die Drusen sich über den einzelnen Gefäßbündeln besonders gut ausgebildet finden, sie verlaufen meistens in Reihen zu sechs bis zehn nebeneinander.

Sonst kommt Kalziumoxalat im Blatt nur in Form von Einzelkristallen als Begleiter der Gefäßbündel vor, doch auch nur in geringer Menge.

Plasma ist in den Palisadenzellen nur spärlich vorhanden; Schleim fehlt gänzlich.

---

[1]) Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie. S. 237.

Das unter der Palisadenreihe liegende Parenchym unterscheidet sich vor allem durch die viel kleineren Chlorophyllkörner (Fig. 2, *b*). Sie befinden sich in wechselnder Anzahl in den Zellen, ihre Form unterscheidet sie gleichfalls sehr von denen der Palisadenzellen: denn während letztere höchstens ein wenig eiförmig sind, haben diese oft eine längliche, meistens linsenförmige Gestalt; sie sind von der Seite gesehen manchmal zwei- bis dreimal so lang wie breit. Die Färbung mit Safranin-Gentianaviolett hat ihnen dasselbe blaßrote Aussehen verliehen wie den Chloroplasten in der Palisadenreihe; auch in ihnen sieht man kleine Körnchen, die sich etwas dunkler rot gefärbt haben, auch zeigen sie deutlich erkennbare kleine Vakuolen.

Die Zellkerne unterscheiden sich, wie erwähnt, von denen der Palisadenreihe dadurch, daß sie oft eine etwas gestreckte Form annehmen.

Behandelt man einen aus frischem Material hergestellten Querschnitt mit Alkohol zur Entfernung der Luft und des Chlorophylls und fügt dann Jodlösung hinzu, so findet man, daß die Chloroplasten der Palisadenzellen so gut wie gar keine Stärkekörnchen, oder doch nur sehr kleine enthalten, alle Zellen des chlorophyllführenden Parenchyms jedoch mit ziemlich großer rundlicher Stärke versehen sind. Dies ist ein Zeichen, daß die Assimilationsprodukte der Palisadenreihe sehr schnell weiter geleitet werden, obgleich sie doch in bedeutend größerer Menge hier gebildet werden als im Schwammparenchym. Letzteres kommt als Assimilationsgewebe der Palisadenreihe gegenüber kaum in Betracht und zeigt doch fast ausschließlich die Assimilationsprodukte. Diese Tatsache steht in Einklang mit Haberlandt[1]): „Und umgekehrt kann bei sehr lebhafter Assimilation die Entstehung größerer Stärkeeinschlüsse vollkommen unterbleiben, sobald nur die Assimilationsprodukte sofort nach ihrer Entstehung abgeleitet werden. Dies ist z. B. sehr häufig bei den Chlorophyllkörnern der spezifischen Assimilationszellen (der Palisadenzellen) der Fall, während die Chlorophyllkörner des Schwammparenchyms, der Stengelrinde u. s. w. trotz geringerer Assimilationstätigkeit die erzeugten Stärkeeinschlüsse länger in sich aufspeichern.

Bei einem mittelgroßen Blatt ist die mehrschichtige Hypodermis bereits größtenteils entwickelt. Die Palisadenzellen haben dieselbe Form wie die gänzlich ausgewachsenen Blätter. Die vier Chloroplasten befinden sich bereits im unteren Teile der Zelle, während in der oberen Hälfte die Kalziumoxalatdruse schon entwickelt ist. Die Maße sind jedoch überall etwas kleiner wie beim voll entwickelten Blatte. Der eigenartige Assimilationsapparat ist also bereits vollkommen fertiggestellt.

Die Chlorophyllkörner des Schwammparenchyms scheinen schon vollkommen entwickelt zu sein, auch hinsichtlich ihrer Größe.

Auch bei einem noch sehr kleinen Blatte von ungefähr 4 mm Breite und 1 cm Länge ist der Chlorophyllapparat schon

---

1) Phys. Pflanzenanatomie. 1904. S. 239.

fertig angelegt, z. T. sind die Kristalldrusen auch schon gebildet. Die Chloroplasten sind bereits am Grunde der Palisadenzellen gelagert und zeigen gegen die andern Chlorophyllkörner bedeutende Größenunterschiede.

In diesem Stadium findet eine rege Vermehrung der Palisadenzellen statt. Hand in Hand damit geht die Teilung der Chloroplasten. Diese verläuft in zweierlei Weise: Entweder überwiegt die Schnelligkeit der Zellvermehrung oder die der Teilung der Chloroplasten; daher finden wir denn sowohl ziemlich kleine Zellen mit z. T. zwei großen Chloroplasten (Fig. 4, *e*) als auch große, breite Palisadenzellen mit meistens acht kleineren Chloroplasten (Fig. 4, *b*). Natürlich finden wir auch bei den ersteren, je nach dem Fortschritt der Teilung, drei und vier Chloroplasten (Fig 4, *c*, *d*) und bei den letzteren außerdem wohl vier, fünf, sechs und sieben Chloroplasten. Diese beiden Arten der Vermehrung der Chlorophyllkörner im bestimmten Verhalten zur Zelle finden sich jedoch bei derselben Pflanze vor.

Die Drusen sind noch sehr klein, sie bestehen meistens nur aus wenigen Kriställchen, auch in den Zellen, in denen sich die Anzahl der Chloroplasten bis auf acht vermehrt hat, tritt nie mehr wie eine Druse auf.

Wenden wir uns nunmehr zur Untersuchung eines sehr jungen Stadiums. Die Blätter besaßen nur eine Breite von 1,5 mm; sie waren noch mit den Oberseiten aneinander gelegt, so daß sie für die Assimilation so gut wie gar nicht in Betracht kamen. Die Länge des Blattes betrug ungefähr 3 mm. In diesem Zustande war die Epidermis noch nicht zur Bildung der Hypodermis übergegangen. An der Epidermis befanden sich reichlich kleine Drüsenhaare; diese Haare waren ungestielt, jedoch konnte man beobachten, daß eine stielartige Zelle durch die Epidermis zur Palisadenreihe führt. Unter der einschichtigen Epidermis befindet sich die Anlage der Palisadenzellen. Schon in diesem frühen Zustande bemerkt man eine tiefgrüne Färbung dieser Schicht, die sich vom Parenchym scharf abhebt. Die Chloroplasten befinden sich z. T. schon in Vierzahl in diesen Zellen. Sie sind jedoch noch sehr klein und zeigen häufig eine Einschnürung in der Mitte. — Es erhellt hieraus gleichzeitig, daß wir es mit richtigen Chloroplasten zu tun haben, denn die einzelligen Algen weisen ein derartiges nachträgliches Wachstum nicht auf. Im übrigen stellt die vergleichende Anatomie der Gattung *Peperomia* diese Tatsache weiterhin sicher. — Die Lagerung der Chloroplasten ist noch ohne bestimmte Anordnung, die Drusen fehlen selbstverständlich. Die Zellen weisen auch noch nicht ihre eigentümliche trichterartige Form auf; sie sind jedoch schon etwas höher wie breit und besitzen ungefähr den vierten Teil der Längen- und Breitemaße der angewachsenen Zelle.

Es erhellt hieraus, daß der Beleuchtungsapparat noch nicht ausgebildet ist. Die Lagerung der Chloroplasten, die doch auf Lichtreize zurückzuführen ist, kann natürlich in der zu erwartenden Weise noch nicht durchgeführt sein, da das Licht, wegen des

Aneinanderneigens der Oberfläche von der Mittelrippe aus, nur von unten her eindringen kann.

Wir sehen also in den Palisadenzellen von *Peperomia metallica* eigenartige Anpassungen, die geeignet sind, kleine Spuren Licht der Assimilationstätigkeit noch voll dienstbar zu machen. Wie sehr die Palisadenzellen darauf eingerichtet sind, jede Spur Licht für sich nutzbar zu machen, zeigt ein Querschnitt durch das entwickelte Blatt. Man erkennt sofort, daß die Zellen des Schwammparenchyms für eine erfolgreiche Assimilationstätigkeit kaum noch inbetracht kommen. Zudem ist das Schwammparenchym zum größten Teile mit intensiv rotem Zellsaft erfüllt, sodaß fast jede Spur Licht absorbiert wird.

2. Peperomia Saundersii D. C.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Peperomia metallica* treffen wir bei *Peperomia Saundersii.* Die Epidermis ist ebenso gebaut und enthält gleichfalls dieselben Drüsenhaare mit den Wassergewebszellen, sodaß wir hier wahrscheinlich auch von Lichtperzeptionsapparaten im Sinne Haberlandt's sprechen können.

Die auf die mehrschichtige Hypodermis des ausgewachsenen Blattes folgende Palisadenreihe ist auch hier nur eine Zellreihe hoch; die Zellen sind gleichfalls trichterförmig, aber bedeutend kleiner wie bei der erstgenannten Art. Auch ist die Trichterform der einzelnen Zellen bei weitem nicht so charakteristisch ausgebildet, was schon durch die enge Lagerung der Zellen nebeneinander verhindert wird.

An der Basis einer Hypodermiszelle liegen im Querschnitt sechs bis zehn (bei *Peperomia metallica* nur zwei bis vier) Palisadenzellen.

Bemerkenswert ist an der Hypodermis, daß die an die Palisadenschicht anstoßenden Zellen eine konvexe untere Fläche haben; durch diese Einrichtung wird eine Vergrößeruug der lichtspendenden Oberfläche bewirkt.

Haberlandt ist der Ansicht, daß diese Ausbuchtungen den Wassergewebszellen die Fähigkeit verleihen, als Lichtsinnesorgane zu dienen: „Endlich[1]) sind auch die innersten Wassergewebszellen gegen das Assimilationsgewebe vorgewölbt, also gleichfalls zur Lichtperzeption geeignet".

Es sei hier gleich darauf aufmerksam gemacht, daß diese Ausbuchtungen der Hypodermiszellen bei den im folgenden beschriebenen *Peperomien* in mehr oder minder ausgeprägter Weise stets vorkommen.

Die Palisadenzellen schließen sich interzellularraumfrei an die Basis der Hypodermiszellen an, und da sie natürlich der gewölbten Fläche folgen, so zeigen sie im Querschnitt eine wellenförmige Anordnung.

---

[1]) Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane etc. S. 117.

Die Palisadenzellen sind äußerst dicht gelagert und bei einem vollkommen entwickelten Blatte höchstens von der Größe wie die eines mittleren Blattes der *Peperomia metallica.* Sie zeichnen sich durch intensives Chlorophyll aus; doch waren die Chloroplasten durchaus nicht größer, als die des Schwammparenchyms, sie kamen auch nie in Vierzahl vor, sehr häufig ließ sich jedoch für jede Zelle die Anzahl der Chloroplasten auf acht feststellen. Sie liegen, genau wie bei *Peperomia metallica,* am Grunde bez. in der unteren Hälfte der trichterförmigen Palisadenzellen. Auch die Kalziumoxalatdrusen fehlten nicht. Zum Unterschiede von denen der *Peperomia metallica* waren sie bedeutend kleiner, entsprechend der überhaupt kleineren Zelle, sie waren in jeder Zelle vorhanden, während sie bei *Peperomia metallica,* wie erwähnt, nur in ungefähr der Hälfte aller Zellen vorkommen.

Die Oberflächenansicht, die in derselben Weise, wie bei *Peperomia metallica* erwähnt, präpariert wurde, zeigte einerseits die Verteilung der Kristalldrusen, andererseits ließ sie auch die konkaven Ausbuchtungen, denen die Palisadenzellen anliegen, gut erkennen.

Die Zellen des Schwammparenchyms enthielten auch bedeutend mehr Chlorophyll, als bei der erstgenannten Art, sodaß die Differenz der Assimilationstätigkeit nicht so groß zu sein scheint wie bei ersterer.

Die Entwicklungsgeschichte verläuft ähnlich wie bei *Peperomia metallica.* In einem der Figur V analogen Zustande sieht man ziemlich dasselbe Bild, nur fällt es auf, daß das Chlorophyll der Palisadenschicht sich so gut wie gar nicht von dem des Schwammparenchyms abhebt. Der Unterschied zwischen der Anlage der Palisadenschicht und des Schwammparenchyms charakterisiert sich nur durch die gestreckte Form der ersteren und die Interzellularräume der letzteren.

Bei der weiteren Entwicklung des Blattes bildet sich allmählich die Trichterform der Palisadenzellen hieraus; zugleich wandern die Chloroplasten in den unteren Teil der Zelle, während im oberen Teile die Kristalldruse erscheint.

3. **Peperomia cordifolia** D. C.

Bei *Peperomia cordifolia* finden sich in der Epidermis der Blattoberseite Ölzellen, die meistens in einer kleinen Einsenkung liegen. Unter dieser Sekretzelle liegt eine, selten zwei zugehörige Hypodermiszellen, deren untere Wand (wenn zwei derartige Hypodermiszellen vorhanden sind, jedoch nur die Wand der untersten) linsenförmig ausgebuchtet ist. Die Zelle ist meist $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ mal so hoch wie breit.

Das Schwammparenchym ist verhältnismäßig stark ausgebildet, es ist im Querschnitt ungefähr doppelt so groß wie die Hypodermis. Die Basis der unteren Hypodermiszellen ist gewölbt, sodaß die ihr anliegenden Palisadenzellen im Querschnitt ebenfalls die wellenförmige Anordnung zeigen, wie es schon für *Peperomia*

Saundersii erwähnt wurde. Die Palisadenzellen haben gleichfalls trichterförmige Gestalt; sie liegen zu 6—10 auf dem Querschnitt an einer Hypodermiszelle. Jede Palisadenzelle enthält eine Kalziumoxalatdruse von mittlerer Größe. Die Chloroplasten unterscheiden sich durch ihre Größe kaum von denen des Schwammparenchyms.

Die Unterseite des Blattes ist mit zahlreichen dünnwandigen Haaren besetzt. Die Haare bestehen aus 6—10 Zellen von ziemlich gleichem Durchmesser. Die Basalzelle ist nicht über die Epidermis vorgewölbt.

Außerdem finden sich an der Blattunterseite zahlreiche Drüsenköpfchen, die in die Epidermis eingesenkt sind; sie sind denen der Blattunterseite von *Peperomia metallica* und *Saundersii* gleich.

4. **Peperomia resedaeflora** Lind. et Andr.

Sowohl die Blattoberseite wie die Unterseite von *Peperomia resedaeflora* ist mit zahlreichen einzelligen und dickwandigen Haaren versehen. Diese Haare sitzen in der Mitte auf einer Basalzelle, die ziemlich vorgewölbt ist; diese Basalzelle wird von Haberlandt als Lichtsinnesorgan angesprochen. Die Seitenwände dieser Zelle sind einwärts gerichtet, die Innenwand ist nicht vorgewölbt. Unter den Basalzellen der Blattoberseite befindet sich nun entweder eine Ölzelle oder eine etwas höhere Wassergewebezelle. „Die[1]) Zweizelligkeit dieses Lichtperzeptionsorgans (die Haarzelle kommt nicht inbetracht) und die dadurch bedingte nicht unbeträchtliche Höhe desselben hängt augenscheinlich mit dem Umstand zusammen, daß die obere als Sammellinse fungierende Zelle keine stark vorgewölbte Außenwand besitzt, infolgedessen ihr Brennpunkt tief unten im Wassergewebe liegt.“

Hypodermis und Schwammparenchym zeigen im Querschnitt ungefähr dieselbe Dicke. Die Palisadenzellen sind ebenfalls auf dem Querschnitt wellenförmig der Basis der unteren Hypodermiszellen angereiht und zwar meist zu 5—8 Stück an einer Hypodermiszelle. Die Palisadenzellen haben ebenfalls die trichterförmige Gestalt, wie sie für die anderen *Peperomien* im vorhergehenden beschrieben wurde. Jede dieser Zellen enthält eine verhältnismäßig große Kalziumoxalatdruse. Die Chloroplasten besitzen keine besonders auffallende Größe; sie sind in unbestimmter Zahl in jeder Zelle vorhanden. Meistens sind sie so zahlreich, daß sie beinahe die ganze Palisadenzelle ausfüllen, sodaß nur ein kleiner Teil, etwa das obere Drittel, frei bleibt, in diesem Teile liegt dann auch die Kristalldruse.

5. **Peperomia rubella** Hook.

Auch die Epidermis des Blattes der *Peperomia rubella* ist für Lichtwirkungen eingerichtet. Sowohl die Oberseite wie die Unter-

[1]) Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane etc. S. 115.

seite des Blattes ist mit zahlreichen Haaren versehen, die sich durch eine große Basalzelle mit halbkreisförmiger Vorwölbung auszeichnen; auf der Mitte dieser Zelle setzt sich das dünnwandige teils einzellig kegelförmige, teils mehrzellige Haar an. Die Basalzelle ist an der Oberseite des Blattes häufig tangential in zwei Zellen geteilt.

Die Hypodermis ist im Verhältnis zum Schwammparenchym sehr stark entwickelt, sie zeigt ungefähr die doppelte Dicke des letzteren. Die Palisadenzellen haben ebenfalls wieder die beschriebene ei- bez. trichterförmige Gestalt und sind der Basis einer jeden Hypodermiszelle zu je 5—10 (auf dem Querschnitt) wellenförmig angelagert.

Alle Palisadenzellen enthalten in der oberen chlorophyllfreien Hälfte eine Kalziumoxalatdruse. Die untere Hälfte ist mit den Chloroplasten erfüllt, die anscheinend in wechselnder, nicht bestimmter Anzahl vorkommen. Die Größe der Chloroplasten ist nicht besonders auffallend.

6. **Peperomia arifolia** Mig.

Auch *Peperomia arifolia* besitzt in der Epidermis der Oberseite ein Organ, das zur Lichtperzeption bestimmt scheint. Jede Epidermiszelle der Blattoberseite ist nach außen halbkugelig vorgewölbt, während die Epidermiszellen der Blattunterseite nur ein klein wenig nach außen ausgebuchtet sind.

Die Blattoberseite ist meistens mit Algen zahlreich besiedelt, da sich in den Tälern zwischen den halbkugelförmigen Zellen fast stets Wasser ansammelt. Die vorgewölbten Flächen der Epidermiszellen sind jedoch nicht von den Algen besiedelt (es kommen vor allem einzellige kleine ovale Algen von der Größe der Chlorophyllkörner vor), sodaß dem Lichteffekt nicht Abbruch getan wird.

Beide Blattseiten sind vollständig unbehaart.

Die Hypodermis ist etwa anderthalbmal so dick wie das Schwammparenchym. Die Palisadenzellen sind gleichfalls trichterförmig und liegen der Basis der Hypodermiszellen in Wellenlinien an, jedoch zeigen diese Wellen nur eine geringe Ausbuchtung. Die Palisadenzellen enthalten stets eine Kalziumoxalatdruse und im unteren Teile die Chloroplasten; ihre Zahl beträgt ungefähr 12 für jede Palisadenzelle. Außerdem enthält die große Mehrzahl dieser Zellen einen oder mehrere prismatische oder tafelförmige Kristalle, die jedoch nicht aus Kalziumoxalat bestehen.

Wir finden also als übereinstimmende Merkmale, soweit diese auf Lichtwirkungen sich beziehen, bei den aufgezählten *Peperomien* teils Ozellen im Sinne Haberlandts, nämlich bei

Peperomia metallica: Drüsenhaare mit zugehörigen Wassergewebszellen. (Beziehungsweise auch die von Haberlandt angegebenen Bildungen der Epidermis);

Peperomia Saundersii: Drüsenhaare wie bei *Peperomia metallica*;
Peperomia cordifolia: Sekretführende Epidermiszellen mit zugehörigen Hypodermiszellen;
Peperomia resedaeflora: Basalzelle der einzelligen Haare mit den zugehörigen Hypodermiszellen;
Peperomia rubella: Basalzelle der ein- und mehrzelligen Haare oft mit darunter liegender Hypodermiszelle, wie bei *Peperomia resedaeflora*;
Peperomia arifolia: Papillöse Epidermis;

teils finden wir Lichtkondensoren und zwar bei allen genannten *Peperomien* in prinzipiell gleicher Zusammenstellung und Wirkung, nämlich:

1) durch die Trichterform der Palisadenzellen wird das Licht auch bei seitlichem Einfall auf die am Grunde des Trichters gelagerten Chloroplasten reflektiert;

2) wirkt die obere konvexe Wand der Palisadenzelle als Linse;

3) bewirkt die Kristalldruse, daß die durch den linsenförmigen oberen Teil der Zelle konzentrierten Lichtstrahlen auf alle Chloroplasten gleichmäßig dispersiert werden.

Es ist jedoch noch eine offene Frage, ob die Einrichtung der trichterförmigen Assimilationszellen eben nur als Lichtkondensor der Assimilation zu gute kommt, oder ob nicht auch die Palisadenzellen als „Ozellen" dienen. Für einige *Selaginellen*[1]), die gleichfalls diese trichterförmigen Assimilationszellen besitzen, indem sich die Epidermiszellen dazu umgewandelt haben, nimmt Haberlandt dies auch an. Alle Verhältnisse von S. Martinii z. B. treffen auch für die *Peperomien* zu, am auffallendsten für *Peperomia metallica*. Dienen wirklich die Trichterzellen bei einigen *Selaginellen* zur Lichtperzeption, so liegt nichts im Wege, diese Eigenschaft auch den gleichartigen Assimilationszellen der *Peperomien* beizulegen. Vielleicht ist die Einrichtung der Palisadenzellen zu beiden Zwecken vorhanden, wie Haberlandt für *Schistostega* auch annimmt (S. 103).

Dient die eigenartige Ausbildung der Trichterzellen der *Peperomien* jedoch nur als Lichtkondensor, so muß als höchst wahrscheinlich angenommen werden, daß bei anderer Beleuchtungsrichtung, z. B. von der Blattunterseite, sich die Lage der Chloroplasten und der Kristaldrusen ändern würde. Wirkt die Einrichtung aber als Lichtperzeptionsapparat, wenn auch nur zum Teil, so muß die Anordnung in den Assimilationszellen stets dieselbe bleiben.

Zum Versuch wurden die Blätter von *Peperomia metallica* und *Peperomia Saundersii* abgeschnitten und in feuchten Petri-Schalen auf mattes schwarzes Papier gestellt und zwar mit der Blattoberseite nach unten. Die Schalen wurden dem diffusen Tageslicht ausgesetzt, jeden Abend wurden Blattquerschnitte hergestellt.

Die Lage der Chloroplasten in dem unteren Teile der trichterförmigen Palisadenzelle blieb jedoch erhalten, ebenso blieb die

[1]) Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane etc. S. 103.

Kristalldruse an ihrem Platze oberhalb der Chloroplasten. Das Schwammparenchym ließ ebenfalls keine Änderung erkennen, nur die Spaltöffnungen der Blattunterseite wurden lebhaft grün.

Hieraus ergibt sich nach der im vorhergehenden angestellten Überlegung, daß die Eigenart der Palisadenzellen nicht nur auf eine bessere Lichtausnutzung abgestimmt ist.

Endlich scheint es einer gewissen Bedeutung nicht zu entbehren, daß bei *Peperomia metallica*, bei der die Palisadenzellen gewissermaßen als Typus ausgebildet sind, die Drusen nur über den Nerven auftreten. Denn nehmen wir nunmehr an, daß die Trichterzellen in ihrer vollkommenen Ausbildung mit den Kristalldrusen zumteil auch als Ozellen fungieren, so müssen wir nach unsern bisherigen Kenntnissen annehmen, daß die Reizleitung etwa durch bestimmte Elemente der Gefäßbündel vermittelt wird, oder wenigstens die Reizleitung in den prosenchymatischen Zellen der Gefäßbündel besser und schneller von statten geht.

Die Gefäßbündel bei *Peperomia metallica* sind nicht besonders kräftig ausgebildet; auf der Ober- und Unterseite werden sie durch ein bis zwei Zellschichten schwachen Kollenchyms geschützt. Die obere Kollenchymlage, die sich durch etwas größere Zellen auszeichnet, grenzt unmittelbar an die mit Kristalldrusen versehenen Palisadenzellen.

Endlich läßt sich aus der Verteilung des Kalziumoxalats noch schließen, daß den Kristalldrusen eine wesentliche Bedeutung als Bestandteil des Lichtperzeptionsapparates der *Peperomien* zukommt.

Erklärung der Tafeln.

Fig. 1. Schräger Querschnitt durch das Blatt von *Peperomia metallica*. Photogramm 250 : 1.

„ 2. *a* Querschnitt durch die Palisaden eines voll entwickelten Blattes; *b* Chlorophyllkörner desselben Blattes aus dem Schwammparenchym. Beide nach frischem ungefärbtem Material. Vergr. 500 : 1.

„ 3. *a* Querschnitt durch die Palisaden eines mittelgroßen Blattes; *b* Chlorophyllkörner desselben Blattes aus dem Schwammparenchym. Beide Abbildungen nach frischem, ungefärbtem Material. Vergr. 500 : 1.

„ 4. Aus einem Blatt von 4 mm Breite und 1 cm Länge. *a* Chlorophyllkörner des Schwammparenchyms, *b* und *c* Palisadenzellen im Querschnitt, *d* und *e* Palisadenzellen in der Oberflächenansicht. Vergr. 500 : 1.

„ 5. Querschnitt durch die Palisadenzellen eines sehr jungen Blattes, frisches Material, ungefärbt. Vergrößerung 500 : 1.

„ 6. Querschnitt durch die Randpartie eines entwickelten Blattes von *Peperomia metallica*. Photogramm. *a* Drüsenhaar; *b* Palisadenzellen; *c* Kristalldrusen; *d* Gefäßbündel; *e* Chloroplasten. Vergr. 100 : 1.

„ 7. Querschnitt durch die Palisadenzellen eines voll entwickelten Blattes von *Peperomia Saundersii*, gefärbt mit Säurefuchsin. *a* Hypodermiszelle; *b* Palisadenzellen; *c* Schwammparenchym. Vergr. 500 : 1.

„ 8. *Peperomia cordifola*. Palisadenzellen. Mikrotomschnitt, gefärbt mit Säurefuchsin. Vergr. 500 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch die Palisadenzellen von *Peperomia resedaeflora*. *a* Hypodermiszelle; *b* Palisadenzellen; *c* Schwammparenchym. Vergr. 500 : 1.

„ 10. *Peperomia rubella*. Haare der Blattoberseite. Vergr. 250 : 1.

„ 11. *Peperomia rubella*. Palisadenzellen nach einem Mikrotomschnitt mit Säurefuchsin gefärbt. Vergr. 500 : 1.

„ 12. *Peperomia arifolia*. Palisadenartig vorgewölbte Epidermiszellen der Blattoberseite (die Epidermiszellen der Unterseite des Blattes sind ungefähr doppelt so lang wie hoch und nur wenig vorgewölbt, vergleiche übrigens Taf. I, Fig. 5 bei Haberlandt: die Lichtsinnesorgane etc.). Vergr. 500 : 1.

„ 13. *Peperomia arifolia*. Palisadenzellen. Mikrotomschnitt, mit Säurefuchsin gefärbt. Vergr. 500 : 1.

Zur Deutung der weiblichen Blüten der Cupressineen nebst Bemerkungen über Cryptomeria.

Von

Dr. Aug. Bayer,

Příbram, Böhmen.

Mit Tafel IV.

Wenn wir die zahlreiche Reihe von Arbeiten und Studien, welche die Morphologie der weiblichen *Koniferen*-Blüten zum Gegenstande haben, überblicken, so erkennen wir, daß die größte Aufmerksamkeit der Erklärung der Fruchtschuppe der *Abietineen* gegewidmet wurde, wogegen die anderen Koniferengruppen meist nur flüchtig behandelt wurden. Durch viele Beobachtungen ist man, was die erwähnte Familie anbelangt, zu einem positiven Erfolge gelangt, sodaß in der jetzigen Zeit die morphologische Deutung der Fruchtschuppe bei den *Abietineen* völlig klar vor Augen liegt.

Es wurde bewiesen, daß bei den *Koniferen* überhaupt zweierlei Grundtypen der weiblichen Blüten vorkommen: einmal stehen die Samenanlagen (Eichen) auf der Fläche einer Schuppe oder in deren Achsel auf der Achse erster Ordnung, d. h. die „Fruchtschuppe" stellt ein einfaches Fruchtblatt vor (z. B. bei *Phyllocladus, Microcachrys*); das anderemal stehen sie auf der Achse zweiter Ordnung, d. h. die „Fruchtschuppe" erscheint aus einer Stützbraktee und aus einem eigentlichen, hinter derselben stehenden, einem axillaren verkümmerten Sprosse angehörenden Fruchtblatte (eventuell aus zwei oder mehreren Fruchtblättern) mehr oder weniger deutlich zusammengesetzt.

Auf Grund dieser sehr bemerkenswerten Tatsache, welche augenscheinlich für die ganze *Koniferen*-Systematik als grundsätzlich wichtig angesehen werden und darum zum Teilungsgrunde gemacht werden muß, resultiert eine, von der bisher anerkannten etwas abweichende Verteilung der Gattungen in der Familie der Koniferen (17).

Der ganzen Gruppe der *Cupressineen* wurde bisher in Bezug auf die Deutung der „Fruchtschuppe" eine unverdient kleine Aufmerksamkeit gewidmet. Es ist ersichtlich, daß in der ganzen Gruppe, so wie sie von Eichler aufgefaßt wurde (4), die Fruchtschuppe nirgends so deutlich aus zwei morphologisch verschiedenen Teilen (der Stützbraktee und dem Fruchtblatte) zusammengesetzt erscheint, wie es bei den *Abietineen* der Fall ist. Die „Fruchtschuppe der *Cupressineen* weist eine gewisse Kompliziertheit in der Fruchtreife nur insoweit auf, als ihr innerer Teil oberhalb der Eichen meistenteils bedeutend anschwillt und hervorwächst, sodaß manchmal eine stark hervorragende kammartige Wulst entsteht, auf deren äußerer Fläche dann die Fruchtschuppenspitze als ein mehr oder weniger deutlich abgesondertes Anhängsel aufsitzt, weshalb hier dem Anschein nach eine zusammengesetzte „Fruchtschuppe" vorkommt; die äußerlich aufsitzende Spitze wird als eine Stützbraktee, der innere wulstige Teil als ein Fruchtblatt gedeutet.

Bevor wir an die Behandlung einiger Vertreter der *Cupressineen* herantreten, möge ein Hinblick auf die Gruppe der *Taxodineen* gestattet sein. Von Velenovský (17) wurde bereits der Beweis erbracht, daß bei den *Taxodineen*-Gattungen *Sequoia, Arthrotaxis, Sciadopitys, Cunninghamia* ganz ähnlich wie bei *Araucaria* und *Agathis* eine ganz einfache „Fruchtschuppe" vorkommt, welche als ein Fruchtblatt zu deuten ist. Die Gruppe der *Taxodineen* erscheint darnach unnatürlich und muß aufgehoben werden, weil die übrigen, früher hierher gezählten Gattungen wiederum andere Blütenverhältnisse besitzen.

Eichler (2) macht auf die Ähnlichkeit der inneren Fruchtschuppenverdickungen bei *Taxodium, Sciadopitys, Cryptomeria* aufmerksam, und will in ihrer Größe und Ausbildung einen gewissen Übergang ersehen, wodurch er seine Ansicht begründet, daß alle diese Bildungen mit der zusammengesetzten Fruchtschuppe der *Abietineen* homolog sind.

In welch' überraschender Weise aber eine solche äußere Ähnlichkeit zu irrigen Schlüssen führen kann, zeigt sich am besten bei der Gattung *Cryptomeria*. Die „Fruchtschuppe" von *Cryptomeria* unterscheidet sich von derjenigen bei *Arthrotaxis* nur dadurch, daß die wulstige Anschwellung oberhalb der Eichen bei *Cryptomeria* in einige (2—6) Zähne gespalten, also in der Form eines Kammes („Crista") ausgebildet sind. Die wahre morphologische Natur der ganzen „Fruchtschuppe" ist dennoch bei den beiden Gattungen eine völlig verschiedene. Indem bei *Arthrotaxis* die „Fruchtschuppe" ein einfaches Fruchtblatt vorstellt, dessen innerer Teil wulstartig angeschwollen ist, hat der kammartige Wall bei *Cryptomeria* (Fig. 1, *cr*) eine ganz andere Bedeutung: er ist so vielen zusammengewachsenen Phyllomen eines axillaren Fruchtsprosses (dessen Achse zur Verkümmerung gelangte) gleichwertig, wie viele Zähne er besitzt; die anhängselartige Blattspitze, welche dem Rücken des Kammes aufsitzt (Fig. 1, *b*), stellt eine Stützbraktee

dieses Fruchtsprosses vor. Diese Erklärung, welche für die *Cryptomeria*-Fruchtschuppe von Velenovský (17) gegeben wurde, wird durch das Verhalten der „Fruchtschuppen" auf den häufig vorkommenden durchgewachsenen Zapfen und durch die Stellung, Zahl und Orientierung der Gefäßbündel bestätigt.

Weil das Erkennen der wahren Natur der „Fruchtschuppe" von *Cryptomeria* für die Lösung der Frage von dem Blütenbau der ganzen *Koniferen*-Familie von größter Wichtigkeit ist, sei es gestattet, einige Beobachtungen als Beweis für die Richtigkeit der oben angeführten Deutung der Fruchtschuppe anzuführen.

Eine sehr häufige Erscheinung bei *Cryptomeria* sind durchgewachsene Zapfen (Fig. 1). Die oberen Schuppen eines solchen Zapfens verlieren plötzlich die innere kammartige Anschwellung und gleichzeitig verschwinden immer auch die Samenanlagen — wie dies übereinstimmend ebenfalls von Velenovský (17) beobachtet wurde —, was uns klar und deutlich belehrt, daß zwischen den beiden Bildungen, der „Crista" und den Eichen, ein Zusammenhang besteht.

Unterhalb der fertilen Fruchtschuppen stehen einige breitere Schuppen, welche nach unten allmählich in die normale nadelförmige Form übergehen. Von den letzteren Schuppen pflegen einige in ihrer Achsel manchmal kleine Knospen oder sterile Ästchen zu tragen (Fig. 1, s_1). Solche sterile Axillarsprosse (Fig. 3—6) beginnen immer mit zwei gegenüberstehenden lateralen Blättchen (Prophylla *α*, *β*), das dritte Nadelblatt (*c*) steht adossiert, das vierte (*d*) auch fast in der Mediane dem adossierten gegenüber. Die folgenden Phyllome stehen in der normalen spiraligen Stellung. Sind solche Achselknospen verkümmert (Fig. 4—6), so pflegen die Prophylla *α*, *β* auffallend vergrößert und in der Mediane hinter der Stützbraktee mehr oder weniger einander genähert zu sein, ja sie berühren sich nicht einmal mit ihren Rändern, während sie an der, der Achse zugewandten Seite von einander weiter entfernt sind (Fig. 6). Das dritte Phyllom (*c*) ist in der Regel bedeutend kleiner, das vierte (*d*) dagegen etwas größer. Die anderen Blättchen pflegen oft ganz rückgebildet zu sein.

In der Vergrößerung und Annäherung in der Mediane der ersten zwei Blättchen des Axillarsprosses sehen wir ganz analoge Verhältnisse, wie man sie bei den durchgewachsenen *Larix*-Zapfen wahrnimmt (16), mit dem Unterschiede, daß die transversalen Schuppen bei *Cryptomeria* mit ihren vorderen, bei *Larix* dagegen mit den hinteren (der Achse zugekehrten) Rändern zu einander rücken.

Verkümmerte sterile Achselknospen findet man öfter auch in der Achsel der Schuppen, welche auf den durchgewachsenen Zapfen oberhalb der eigentlichen „Fruchtschuppen" folgen (Fig. 1, s_2, s_3).

Das gleichzeitige Verschwinden der „Crista" und der Eichen und das Erscheinen der sterilen Achselknospen anstatt der „Crista" sowohl oberhalb, als auch unterhalb der fertilen „Fruchtschuppen" läßt mit voller Sicherheit annehmen, daß die „Crista" der „Fruchtschuppe" mit den Blättern

eines Axillarsprosses gleichwertig und zwar aus so vielen zusammengewachsenen Schuppen des letzteren entstanden ist, in wieviele Zähne sie gespalten erscheint. Die nach außen abgelenkte Spitze der Fruchtschuppe stellt die Stützbraktee vor.

Die Richtigkeit dieser Deutung der „Crista" wird sehr schön durch die anatomischen Verhältnisse illustriert. Wenn die Zähne der „Crista" als Phyllome einer verkrümmten Achse angehören, so müssen sie auch zu derselben wie zu ihrem Zentrum orientiert sein. Die Querschnitte durch die ganze „Fruchtschuppe" lassen wirklich so viele deutlich gesonderten Gefäßbündel erkennen, aus wie vielen Phyllomen (die Stützbraktee mitgerechnet) die ganze Fruchtschuppe zusammengesetzt ist (Fig. 2). Alle Gefäßbündel sind so gestellt, daß ihr Xylem nach innen, das Phloëm nach außen gekehrt ist, wie es auch die ursprüngliche Stellung einzelner Phyllome voraussetzt. Man vergleiche auch die Abbildung, welche Warming (Hdb. d. system. Botanik, S. 186, Fig. 249) zeichnet, wo er auf einem Längsschnitte durch die Mitte der Fruchtschuppe ganz deutlich die umgekehrte Orientierung des Holzteiles und des Bastteiles wiedergibt. Er sagt auch richtig: „Die Leitbündel, welche in die Deckschuppe eintreten, wenden das Holz aufwärts und den Bast abwärts, wie sonst in einem Blatte; die Leitbündel, welche in die Fruchtschuppe hinaufgehen, haben die umgekehrte Anordnung von Holz und Bast."

Die Gattung *Cryptomeria* bietet uns also so viel Material, und zwar nicht abnormer, sondern ganz normaler Natur, daß sie allein zur Bestätigung der Sproßtheorie der *Abietineen* dienen kann. Man braucht nicht einmal die abnormen durchgewachsenen Zapfen von *Larix* und anderen *Abietineen* zu kennen, um sich dennoch eine richtige Vorstellung davon zu machen, in welcher Weise die zusammengesetzte „Fruchtschuppe" entstanden ist. Und doch wurde *Cryptomeria* in eine Gruppe eingereiht, wo an der Kompliziertheit der Fruchtschuppe gezweifelt wurde.

Wie die Gattungen der Gruppe *Taxodineae* einen abweichenden Blütenbau besitzen, so scheint auch die Gruppe der *Cupressineae* betreffs der weiblichen Blüten einer gründlichen Erklärung zu bedürfen.

Von den *Cupressineen*-Gattungen habe ich besonders dem *Juniperus* meine Aufmerksamkeit zugewendet. Die ungewöhnliche gegenseitige Stellung der Samenanlagen und der Fruchtblätter wurde auf mannigfache Weise gedeutet. Wie überhaupt die Blätter bei *Juniperus* in dreizähligen Quirlen stehen, so besteht auch der weibliche Blütenzapfen aus einigen Quirlen von gewöhnlichen, sterilen Deckschuppen, auf welche in der normalen Blüte ein dreizähliger Wirtel von „Fruchtschuppen" folgt, mit welchem dann drei Samenanlagen alternieren.

Ohne auf die historische Entwicklung der Ansichten über die morphologische Bedeutung einzelner Blütenteile einzugehen, wollen wir nur den jetzigen Stand dieser Frage hervorheben. Gegen die

von Payer, Eichler, Oerstedt stammende und von Strasburger verteidigte Ansicht, daß von den Eichen je eins zu einer Fruchtschuppe gehöre und diese deswegen die Natur eines Fruchtblattes besitze — stellt man die Art und Weise der Verwachsung der Eichen mit den Fruchtschuppen in den jüngsten Entwicklungsstadien, und dann den Umstand, daß die Eichen von Anfang an in alternierender Stellung mit den „Fruchtschuppen" angelegt werden, ohne daß irgend eine Orientierung zu diesen „Fruchtschuppen" zu sehen wäre. Aus diesen Verhältnissen schließt man, daß die Samenanlagen einfach umgebildete Fruchtblätter vorstellen[1]), wobei selbstverständlich dem nächsten Schuppenquirl (den „Fruchtschuppen") bloß der Charakter von Deckschuppen (Brakteen) zuzuschreiben wäre.

In diesem Sinne wurde unlängst eine Arbeit von Kubart (6) veröffentlicht. Man muß anerkennen, daß sich dieselbe auf gründliche und fleißige Beobachtungen stützt und viele gute Gedanken enthält, doch beruht sie betreffs der morphologischen Deutung der weiblichen *Juniperus*-Blüte auf einer Methode, welche in ihrer Isoliertheit in der vergleichenden Morphologie nicht zu einem verläßlichen Resultate führen kann. Man bestrebt sich nämlich zur morphologischen Deutung einzelner Teile des Blütenzapfens durch das Studium der Anatomie und Ontogenie zu gelangen. Doch es genügt nachzusehen, welcher Weg zu der schon allgemein anerkannten Deutung der Fruchtschuppe der *Abietineen* geführt hatte, um zu erkennen, was für eine Methode auch in unserem Falle anzuwenden sei. Das Studium der Entwicklungsgeschichte und Anatomie hatte für die Sproßtheorie der Fruchtschuppe der *Abietineen* keine greifbaren Erfolge geliefert, denn das eigentliche Fruchtblatt wird in der Jugend ganz in derselben Weise wie die Deckschuppe angelegt, und doch kann jenes keineswegs für ein einfaches Phyllom gehalten werden, weil es in der Achsel eines wirklichen Blattes steht. Zum Ziele hat nur das Studium der fertigen Organe, die Vergleichung derselben, das Aufsuchen der homologen Glieder und vor allem das vergleichend-morphologische Studium der Abnormitäten geführt. Das ist auch unserer Meinung nach der einzige Weg, welcher zu morphologisch richtigen Schlüssen führen kann, wenn man vor der Aufgabe steht, die Zusammenstellung der *Juniperus*-Blüte und die Deutung einzelner Teile derselben aufzuklären.[2]) —

Die weiblichen Blütenzapfen von *Juniperus communis* weisen eine fast auffallende Regelmäßigkeit in ihrer Zusammensetzung auf. Abweichungen von dem normalen Blütenbau findet man verhältnismäßig selten; sehr viele von denselben haben auch entweder gar keinen, oder nur einen sehr kleinen morphologischen Wert. Man muß deswegen eine ungemein große Anzahl von Blüten von ver-

---

[1]) Eine schon von Mohl (7) und Sachs (Lehrbuch 1873) ausgesprochene Ansicht.

[2]) Betreffs der Methoden der vergleichenden Morphologie vergleiche man: Pax (Allgemeine Morphologie der Pflanzen. 1890. S. 11 „... Die Entwicklungsgeschichte zeigt unmittelbar, wie ein Organ entsteht, nicht was es ist") und Velenovský (18).

schiedenen Standorten der Untersuchung unterwerfen, um einige wichtige Abweichungen zu finden[1]).

Diese Abweichungen in dem Blütenbau sind hauptsächlich zweierlei Art. Man findet öfter, daß die Schuppen (und ebenso auch die Samenanlagen) des ganzen Blütenzapfens in zweizähligen Quirlen stehen. Dabei ist aber sonst die Stellung der einzelnen Teile so regelmäßig wie bei einer normalen Blüte, sodaß solche Abweichungen keine Bedeutung für die Aufklärung der Blütenverhältnisse haben.[2])

Viel wichtiger erscheinen solche Abnormitäten, wo die Zahl der Samenanlagen vergrößert oder reduziert ist und wo neue „Fruchtschuppen" zu den schon vorhandenen dazutreten.

Wir wollen nun die aufgezeichneten Diagramme kurz erklären, bevor wir an ihre morphologische Deutung herantreten.

Fig. 7. Mit dem normalen Fruchtblätterwirtel (c_1, c_2, c_3) stehen drei Samenanlagen in Alternation, doch ist noch ein Eichen (o_4) entwickelt, welches ein wenig nach außen zwischen die zwei Fruchtblätter (c_1 und c_3) verschoben ist. Alle vier Samenanlagen sind gut entwickelt und fast gleichgroß.

Fig. 8. Ein ähnlicher Fall, aber mit fünf entwickelten Eichen; das fünfte (o_5) ist zwischen die Fruchtblätter c_2 und c_3 verschoben.

Fig. 10. Zwei alternierende dreizählige Wirtel von Fruchtblättern. Mit dem inneren Wirtel drei Eichen in normaler Alternation, eine Samenanlage (o_4) kleiner, zwischen die Fruchtblätter c_2 und c_3 eingekeilt und mit c_3 seitlich verwachsen.

Fig. 11. Ein analoger Fall. Von den Fruchtschuppen des inneren Wirtels trägt die Schuppe c_1 und c_3 je eine seitlich angewachsene Samenanlage, welche nur rudimentär entwickelt ist. Außerdem drei normal gestellte und ausgebildete Eichen.

Es fragt sich nun, auf welche Weise man die angeführten Fälle morphologisch erklären soll? Im Sinne der Theorie, daß eine jede Samenanlage ein ganzes umgebildetes Fruchtblatt vorstellt, müßte man annehmen, daß die dickeren und deutlich unterschiedenen Fruchtblätter c_1—c_3 nichts anderes sind als bloße Deckschuppen (Brakteen), welche weder morphologisch noch physiologisch von den unteren verschieden sind.

[1]) Die aufgezeichneten Fälle haben insgesamt den Charakter der s. g. morphologischen Abnormitäten (siehe Velenovský 18), welche auf ganz gesunden Pflanzen zwischen vielen normalen Blüten gefunden wurden und gewiß ohne Einfluß irgend einer Krankheit entstanden sind. Pathologische Abnormitäten, sowie auch solche, welche augenscheinlich nur zufällig entstanden sind, wurden überhaupt nicht berücksichtigt. — Ich habe fast nur solche Beobachtungen zu der Beweisführung benutzt und dieselben aufgezeichnet, welche ich mehrmals gefunden habe. Auf nur einmal gefundene Abweichungen habe ich meist verzichtet und darum nur einige wenige Bilder ausgewählt, welche die geschilderten Verhältnisse klar und deutlich veranschaulichen.

[2]) Das Vorkommen von zweizähligen Blütenzapfen wurde mehrmals beobachtet, so z. B. von Schröter (12) u. a.

Es steht öfter in der Achsel von zwei Nadeln desselben Quirls je ein zweizähliger Blütenzapfen, welcher aus sechs Paar Deckschuppen, einem Paar Fruchtschuppen und einem Paar mit den letzteren alternierenden Eichen besteht. Man bemerkt auch nicht selten sterile Ästchen mit zweizähligen Nadelquirlen.

Das Diagramm Figur 7 und 8 könnte vielleicht eine derartige Erklärung zulassen, daß ein neuer Wirtel von Fruchtschuppen hinzugekommen ist, welche sämtlich zu Eichen umgewandelt sind, von denen jedoch in der Figur 7 zwei, in der Figur 8 nur eins zur Abortierung gelangte. Doch eine solche Erklärung paßt für den Fall Figur 10 und 11 überhaupt nicht; man müßte ja annehmen, daß hier an der Ausbildung des Blütenzapfens vier dreigliederige Wirtel teilnehmen. Der unterste von ihnen hält völlig den Charakter von sterilen Deckschuppen bei, der zweite (welcher mit dem ebengenannten alterniert) ist zu Eichen umgebildet (von denen doch zwei oder eins fehlgeschlagen hat). Dann müßte wieder ein steriler Schuppenwirtel folgen und nach diesem abermals ein Samenanlagenquirl. Es müßte also abwechselnd ein Wirtel seinen ursprünglichen vegetativen Habitus beibehalten, der zweite völlig zu den Samenanlagen sich umbilden, eine Erscheinung, für welche man vergeblich eine Analogie in der *Koniferen*-Familie suchen würde. Man findet aber in den angeführten Modifikationen des Diagrammes nicht einmal eine Spur von Phyllom- oder Eichen-Rudimenten, welche im Diagramme fehlen, obzwar die räumlichen Verhältnisse ganz gut die rudimentäre Entwicklung der fehlgeschlagenen Organe zulassen.

Figur 10 und 11 zeigen ganz deutlich, daß die beiden Fruchtschuppenwirtel unmittelbar nacheinander folgen, sodaß man sich keineswegs noch einen Quirl zwischen dieselben eingekeilt denken kann, von welchem die Eichen o_4 und o_5 ein Überrest wären; dieselben liegen vielmehr im Kreise des inneren Schuppenwirtels und sind mehr nach innen als nach außen geschoben. Wenn man die Eichen o_4, o_5 für einen selbständigen Wirtel halten wollte, so müssen sie mit den äußeren Fruchtschuppen alternieren, woraus aber eine Umstellung der folgenden Organe resultieren müßte, insbesondere müßte der innere Schuppenquirl hinter dem äußeren stehen. Es ist also ersichtlich, daß man auf Grund der oben angeführten Theorie keineswegs zu einer annehmbaren Deutung der Stellung der Samenanlagen gelangen kann.

Es erübrigt mir also keine andere Erklärung als diejenige, welche Strasburger vertrat, nämlich, daß die Samenanlagen zweifelsohne zu den „Fruchtschuppen“ gehören, welche ihre mütterlichen Fruchtblätter vorstellen. In der normalen Blüte von *Juniperus communis* entfaltet ein jedes Fruchtblatt ein einziges Eichen, das seitlich an der Basis (und zwar immer an derselben Seite) entspringt. In der Figur 10 hat das Fruchtblatt c_3 zwei Eichen anstatt eines einzigen entwickelt. Diese Samenanlage an sich selbst schon schwächer angelegt, wurde infolge des Platzmangels zwischen die Fruchtblätter c_3 und c_2 eingekeilt; sie ist an ihre Fruchtschuppe c_3 seitlich angewachsen. Ähnlicherweise läßt sich auch die Figur 7, 8, 11 ganz einfach erklären. Im Diagramme Figur 7 trägt die Fruchtschuppe c_3 zwei Eichen; dasselbe ist der Fall bei den Schuppen c_1 und c_3 Figur 8, 11. Die letzte Figur läßt auch die teilweise eingetretene Um-

stellung der normalen drei Samenanlagen (siehe Fig. 8) in ihrer Entstehung erkennen.

Diese Deutung wird durch jene Erscheinungen unterstützt, wo eine Reduktion der Eichen eintritt. Ich habe mehrmals beobachtet, daß die drei normal entwickelten Fruchtschuppen nur zwei (seltener nur eine) Samenanlagen umhüllen, oder daß in den zweizählig gebauten Blütenzapfen nur ein einziges Eichen stand, was nur durch Rückbildung der Samenanlage an einer der Fruchtschuppen zu erklären ist. Wenn das Fruchtblatt, welches normal eine einzige Samenanlage trägt, dieselbe zuweilen abortieren läßt, so ist es auch nicht unnatürlich, wenn eine Vermehrung auf zwei eintritt; es ist ja eine Rückkehr zum ursprünglichen Stande, wo einem jeden Fruchtblatte nach seiner bilateralen Symmetrie zwei Samenanlagen zugehören.

Auch dadurch wird unsere Ansicht indirekt unterstützt, daß die angeführte Vermehrung der Eichenzahl auf fünf, ja selbst auf sechs mehrmals beobachtet wurde, doch niemals sah ich, daß der letzte Schuppenwirtel von mehr als sechs Samenanlagen umgeben würde. Schlechtendal (11) fand auch eine Vermehrung der Eichen, indem er schreibt: „Hinter jeder dieser Schuppen befindet sich eine weibliche Blume, oder deren auch zwei, welche zur Frucht auswachsend, später in der geschlossenen Beere verborgen zu sein pflegt.“ Renner (10) fand einen Blütenzapfen, welcher aus zwei dreigliederigen Schuppenwirteln bestehend, hinter den Schuppen des unteren Wirtels je zwei Eichen, hinter den oberen je eins aufwies. Diese Tatsache scheint mir vorzüglich für unsere Ansicht zu zeugen, während man für dieselbe nach der Theorie von den in die Eichen umgebildeten Fruchtblättern überhaupt keine Erklärung finden kann.[1]) — Die gar nicht seltene Vermehrung der Fruchtblätter (Fig. 10, 11), von denen der untere Wirtel fast immer steril bleibt, kann nicht überraschen, denn es ist diese Erscheinung für die Mehrzahl der *Cupressineen* eine Regel.

Ein sehr wichtiges Moment für die Beurteilung des morphologischen Baues des weiblichen Blütenzapfens von *Juniperus communis* ist der Vergleich mit der nahe verwandten *Juniperus Sabina*. Die weibliche Blüte, welche aus zwei Fruchtschuppenwirteln zusammengesetzt ist, trägt nur in der Achsel der unteren Schuppen je zwei Samenanlagen, der obere Wirtel ist unfruchtbar. Wie könnte man diesen Bau nach der früher angeführten Theorie (derzufolge die Samenanlagen den ganzen Fruchtblättern homolog sein sollen) deuten? Könnte vielleicht einem zweigliederigen Quirl ein viergliederiger folgen, nach welchem wieder ein zweizähliger zu

[1]) Renner (10) beschreibt auch androgyne Blütenzapfen von *Juniperus communis*, deren obere Schuppen normal entwickelte Ovula, die unteren Deckschuppen aber Staubbeutel trugen. Man kann diese Erscheinung ganz gut mit derjenigen vergleichen, welche Velenovský (17) bei *Sequoia sempervirens* beschreibt. Das unmittelbare Aufeinanderfolgen der die Samenanlagen tragenden Fruchtschuppen nach den zu Staubblättern umgebildeten Schuppen führt zu der Annahme, daß alle, einen Beerenzapfen zusammensetzenden Schuppen derselben morphologischer Natur sind, indem sie den Charakter einfacher Phyllome besitzen.

stehen käme, und zwar abwechselnd der eine unfruchtbar, der andere zu Eichen umgewandelt? Es ist hier einleuchtend klar, daß ein jedes Eichenpaar der Schuppe, hinter welcher es steht, zugehörig ist. Nehmen wir aber diese Aufklärung bei *Juniperus Sabina* als richtig an, so müssen wir unbedingt eine im Prinzipe gleiche Deutung auch für *Juniperus communis* zulassen, denn es sind beide Arten, aus vielen Gründen, besonders auch der Fruchtausbildung nach, als sehr nahe verwandt zu betrachten.

Bei *Juniperus Sabina* kommt auch eine Erscheinung vor, welche offenbar an dieselben Verhältnisse bei *Juniperus communis* erinnert. Es wird hie und da eine Samenanlage rückgebildet; es steht dann hinter einer der unteren Fruchtschuppen nur ein Eichen, seltener auch hinter der gegenüberstehenden nur eins — der Fall also, welcher für *Juniperus communis* normal ist. Das Eichen steht nun in der Mitte hinter seiner Fruchtschuppe, also in der Lücke zwischen den beiden oberen sterilen Schuppen. Sollte das Eichen ein ganzes Phyllom vorstellen, so müßte dasselbe mit den unteren Fruchtschuppen abwechseln, woraus eine Umstellung des oberen Schuppenpaares um 90° folgen müßte. Wenn wir nun denken, daß anstatt der zweizähligen Wirtel dreizählige stehen, so resultiert aus den Raumverhältnissen notwendig eine kleine Umstellung der Eichen in der Weise, wie wir sie bei *Juniperus communis* wahrnehmen.

Einen nicht zu unterschätzenden Wert für die richtige Lösung der diskutierten Frage haben auch Abweichungen des normalen Blütenbaues, welche bei den *Thuja*-Arten sehr häufig auftreten. Der normale weibliche Blütenzapfen von *Thuja occidentalis* L. besteht aus drei Paar Fruchtschuppen; die unteren zwei Paar tragen je zwei Eichen, das dritte oberste Paar bleibt regelmäßig unfruchtbar, und erscheint in der Form der sogenannten Kolumella. Es gibt doch Fälle, wo auch das dritte Schuppenpaar ein Eichen verbirgt (Fig. 14). Nun kommt oft eine Vermehrung der Fruchtblattpaare vor (Fig. 12); zuweilen trägt eine von den hinzugekommenen Fruchtschuppen ein Eichen (Fig. 12) oder es verschwindet eine Samenanlage in der Achsel einer der unteren Fruchtschuppen (Fig. 12) und die übriggebliebene rückt dann von dem Bande seiner Fruchtschuppe gegen ihre Mitte, wo sie mehr Platz findet. Bisweilen verkümmern die beiden zu einer von den Fruchtschuppen gehörenden Eichen (Fig. 12). Dieselben Verhältnisse fand ich bei *Thuja plicata* Don vor.

Wenn die Schuppen des zweiten fruchtbaren Paares bei *Thuja occidentalis* nur je eine Samenanlage tragen, so nähert sich das Diagram demjenigen von *Thuja orientalis* L. (*Biota* Endl.) an, wo von den drei vorhandenen Schuppenpaaren das zweite in der Regel nur einsamig ist. Auch bei dieser Art treffen wir allerlei Modifikationen an[1]): die unteren Fruchtschuppen entwickeln je ein

[1]) Bei einer großen Anzahl von weiblichen Blütenzapfen von *Thuja orientalis* fand ich folgende in Figur 16—18 dargestellte interessante Erscheinung: In der Achsel einer der unteren Deckschuppen der weiblichen Blüte stand eine

Eichen, die beiden oberen Schuppenpaare sind steril (Fig. 15, 17); bisweilen verkümmert eine der letzteren usw. Überall nimmt man aber die wichtige Erscheinung wahr, daß, wenn anstatt zwei Eichen nur eins zur Entwicklung gelangt, dasselbe eine solche Stellung einnimmt, wo es am meisten Platz findet, d. i. hinter der Mitte einer Schuppe und zugleich in der Lücke zwischen den folgenden Schuppen.

Diese häufig vorkommende Reduktion oder auch Vermehrung der normal vorkommenden Anzahl der Eichen bei einer und derselben Art, sowie auch bei den nächstverwandten Arten, kann gewiß auf keine andere Weise gedeutet werden, als daß die Eichen zu jenen Fruchtblättern gehören, hinter welchen sie stehen, und daß dieselben keineswegs für selbständige umgewandelte Fruchtblätter gehalten werden können.

Zum Zweifel an der Richtigkeit dieser von Strasburger dargelegten und begründeten Deutung hat vielleicht folgendes geführt. Man muß voraussetzen, daß in einer normalen *Juniperus communis*-Blüte ein jedes Fruchtblatt je eine einzige Samenanlage trägt, nicht vielleicht das eine zwei Samenanlagen, das andere keine, denn es weisen alle Fruchtschuppen die gleiche Stärke, Größe und Wachstumschnelligkeit auf. Würde ein Fruchtblatt steril werden, so würde es notwendig in der Entwicklung zurückbleiben, schwächer und kleiner aussehen zugunsten desjenigen, welches zwei Eichen entwickeln würde. In den jüngsten Stadien findet man zwar, was diese Sache betrifft, keinen deutlichen Unterschied zwischen den einzelnen Fruchtschuppen, aber in der weiteren Entwicklung zeigt es sich, daß die Fruchtschuppe, deren zugehöriges Eichen keines weiteren Wachstumes fähig ist, allmählich verkümmert und von den Nachbarschuppen überwuchert wird. Man wolle nun die Entwicklung der so häufig auftretenden einseitigen und unregelmäßigen Beeren verfolgen, welche entweder nur aus zwei, ja sogar aus einer einzigen verdickten Fruchtschuppe entstanden sind und demnach auch zwei oder nur einen Samen enthalten.

In den normalen Blüten gibt also ein jedes Fruchtblatt auf seiner bestimmten Seite dem Eichen Ursprung, aber immer in Übereinstimmung mit der Nachbarschuppe, sodaß alle drei Fruchtblätter entweder nur auf ihrer linken oder nur auf der rechten Seite je ein Eichen tragen. Diese Erscheinung von anscheinend eigentümlicher Regelmäßigkeit muß dennoch nicht überraschen, wenn man sich den Verlauf der phyllogenetischen Entwicklung vor Augen hält. Wenn ein jedes Fruchtblatt die beiden — ursprünglich zweifelsohne angelegten — Eichen durch den Raummangel nicht zur Entfaltung zu bringen imstande war,

normal ausgebildete männliche Blüte. Die Blütenzapfen machen dann den Eindruck androgyner Blüten. Es handelt sich hier aber nur um eine Abweichung, wo an derselben Blütenachse sowohl die weibliche, als auch die männliche Blüte vorkommt; normalerweise erscheinen diese Blüten auf ganz verschiedenen und oft auch räumlich entfernten Achsen. Diese Abweichungen können aber keineswegs als androgyne Blüten angesehen werden.

so muß man sozusagen das Bestreben voraussetzen, wenigstens ein einziges von denselben zu entwickeln. Und da genügt es, sich zu denken, daß ein Eichen irgend einer Fruchtschuppe etwas stärker und kräftiger angelegt wurde; dann müßte es schon von Anfang an auf das nebenstehende Eichen der Nachbarschuppe hemmend wirken, wodurch die letztgenannte genötigt wurde, die Samenanlage auf der anderen (also morphologisch mit der ersten identischen) Seite auszubilden. Der gleiche Vorgang müßte sich bei der dritten Schuppe wiederholen. Dieser Stand konnte dann (ebenso wie eine ganze Reihe ähnlicher Beispiele der Regelmäßigkeit und Symmetrie) durch Vererbung stabilisiert werden.

Aus der abwechselnden Stellung der Eichen mit ihren Fruchtblättern darf man nicht gleich deduzieren, sie seien einfach umgebildete Karpelle. Die jüngsten Stadien der Entwicklung beweisen hier auch nichts wesentliches[1], denn der Ort, wo der Samen von Anfang an angelegt wird, ist bereits erblich fixiert. Es ist übrigens die Stellung der Samenanlage an dem Fruchtblattrande eine regelmäßige Erscheinung und auch die kleine Verschiebung derselben nach innen, hinter den Fruchtblattwirtel, aus den Raumverhältnissen leicht begreifbar. Die basale Stellung der Samenanlagen ist bei den *Koniferen* überhaupt verbreitet; sehr viele Fälle analoger Stellung der Samenanlagen finden wir bei den *Phanerogamen* überall. Man erklärt dieselbe durch das bekannte Gesetz Hoffmeisters, daß einzelne Organe an demjenigen Orte ihre Stellung einehmen, wo sie am meisten Platz finden. Wenn also bei *Juniperus* normal drei Eichen zur Entwicklung gelangen, so ist es demnach natürlich, daß sie die Stellung in den Lücken zwischen ihren drei Fruchtblättern einnehmen. Wenn mehr als drei Eichen sich entfalten, so sehen wir, daß dieselben infolge der veränderten Ortsverhältnisse gleich in einer anderen Stellung sich anordnen.

Eine ganze Reihe ähnlicher Fälle übergehend, wollen wir nur beispielsweise noch das Verhalten des sogenannten terminalen einfachen Eichens in den Fruchtknoten erwähnen, wo das Eichen sowohl bei seiner Entwicklung von der ersten Jugend an, als auch in seiner definitiven Ausbildung tatsächlich eine terminale Stellung auf der Blütenachse einnimmt, sodaß es von einigen — auf Grund von ontogenetischen Studien — für ein Achsengebilde gehalten wurde. Und doch können wir nicht einmal in diesem, so ausgesprochenen Falle nach der Foliolartheorie und aus vergleichendmorphologischen Gründen das Eichen für etwas anderes halten, als für einen seitlichen, an der Basis stehenden Abschnitt des

[1]) Die anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse können freilich die morphologischen Befunde unterstützen, jedoch können sie nicht als ein entscheidender Faktor in solchen Streitfragen gelten, welche die äußere Morphologie betreffen. Dasselbe wird auch von Kubart anerkannt (10), so z. B. S. 15: „Vielmehr muß ich meine Ergebnisse dahin zusammenfassen, daß sich sogar in den einzelnen Schuppen derselben Wacholderbeere die (anatomischen) Verhältnisse nicht gleich gestalten“; S. 19: „Ist doch das Gefäßbündel ein höchst anpassungsfähiges Glied der Pflanze.“

Fruchtblattes. Weil dieses Eichen, nur allein entwickelt, den größten Raum im Fruchtknoten an seiner Basis (d. h. am Zipfel der Blütenachse) findet, so ist es von der Seite seines Fruchtblattes in die Mitte des Fruchtknotens auf seine Basis vorgerückt, wo der Platz für sein Wachstum am günstigsten ist.

Die Natur der Fruchtschuppe bei Juniperus communis.

Seitdem Parlatore bei allen *Koniferen*-Gattungen die Anwesenheit einer zusammengesetzten Fruchtschuppe vorausgesetzt und Strasburger diese Ansicht ausführlich begründet hat, bestand eine lange Zeit kein Zweifel an der allgemeinen Giltigkeit dieser Voraussetzung. Eichler selbst übernahm in seinem unsterblichen Werke „Blütendiagramme", diese Ansicht von Strasburger, obwohl er früher die Anwesenheit einer zusammengesetzten Fruchtschuppe für die Gruppen der *Araucarieae* und *Cupressineae* bestritten hatte. Die morphologische Deutung der zusammengesetzten Fruchtschuppe wurde freilich zum Gegenstand langer Streite, welche endlich durch den Sieg der *Abietineen*-Sproßtheorie beendigt wurden, welche A. Braun, Caspary, Mohl, Stenzel, Willkomm begründet und Čelakovský (1) und Velenovský (16, 17) durch positive Tatsachen bewiesen haben. Diese Deutung wurde dann unter dem Eindrucke der Ansichten Strasburgers von der allgemeinen Anwesenheit einer zusammengesetzten Fruchtschuppe bei allen *Koniferen* ohne weiteres auf alle Gruppen derselben bezogen, obwohl sie nur für die *Abietineen* wirklich nachgewiesen ist. Besonders die *Cupressineen* wurden in dieser Hinsicht sehr vernachlässigt und der Bau der Fruchtschuppe bloß in analoger Weise, wie bei den *Abietineen* erklärt; doch es scheint, daß auführliche und gründliche Studien der Blütenverhältnisse bei allen Gattungen der *Cupressineen* noch mehrere interessante Erkenntnisse bieten werden.

Weit davon entfernt, aus den Beobachtungen, welche nur auf einigen Gattungen ausgeführt wurden, Schlüsse für die ganze Gruppe zu ziehen, will ich mich hauptsächlich auf die Verhältnisse bei *Juniperus communis* beschränken. Es wird allgemein angenommen, daß die Fruchtschuppe der *Cupressineen* in ähnlicher Weise zusammengesetzt ist wie bei den *Abietineen*, wofür die Tatsache zu zeugen scheint, daß bei der Mehrzahl der Gattungen der größte Teil der Fruchtschuppe durch Gewebewucherung sehr stark verdickt wird, worauf die Spitze derselben als mehr oder weniger deutlich abgesondertes Anhängsel ihrer Rückseite aufsitzt. Es wird infolgedessen diese Spitze für eine gewöhnliche Deckschuppe (Bractea), der innere verdickte Teil der Fruchtschuppe, hinter welchem die Samen stehen, für das eigentliche Fruchtblatt gehalten. In welcher Weise diese „Zusammensetzung" der Fruchtschuppe zustande gekommen ist, ob nur zwei ursprüngliche Fruchtblätter — wie bei den *Abietineen* — oder deren mehrere — wie bei *Cryptomeria* — mit der Deckschuppe zusammengewachsen sind, darüber findet man keine Beobachtungen und Angaben.

Betrachtet man die Fruchtbeere von *Juniperus communis* in allen ihren Entwicklungsstadien, so erkennt man Folgendes: In der ersten Jugend läßt sich kein Unterschied zwischen den weiblichen Blütenzapfen und den sterilen Ästchenknospen wahrnehmen. Erst in der Zeit, wo die Eichen zur Reife gelangen, sieht man dieselben deutlich aus ihrer Schuppendecke hervorragen. Der oberste Schuppenwirtel läßt sich in dieser Zeit schon durch seine etwas abweichende Farbe und Größe von den übrigen (unteren) Schuppenquirlen unterscheiden. Man bezeichnet die Schuppen des obersten Wirtels als „Fruchtschuppen". Sie sind in diesem Entwicklungsstadium ganz einfach, ohne jede Spur von Zusammensetzung; sie sind den tiefer stehenden Deckschuppen vollkommen ähnlich.

Selbst vor der Befruchtung der Eichen läßt sich doch schon erkennen, daß ihre Basis deutlich stärker und saftiger erscheint als es bei den unterstehenden Schuppen der Fall ist. Bleiben die Eichen unbefruchtet, so sterben sie ab und vertrocknen allmählich, ohne zuvor zu wachsen. In diesem Falle vergrößern sich die drei Fruchtschuppen anfangs ein wenig, um später gleichfalls abzusterben und zu vertrocknen. Die unter denselben stehenden Schuppenwirtel bleiben dennoch lebendig und grün. Aus dieser Erscheinung geht deutlich hervor, daß sich die Fruchtblätter durch eine andere physiologische Funktion kennzeichnen als die, welche den übrigen Schuppen des Blütenzapfens zukommt, sodaß sie offenbar in einem physiologischen Zusammenhange mit den Eichen stehen; mit anderen Worten: es sind wirkliche Fruchtblätter (Karpelle), die freilich durch das Absterben der Eichen ihrer Funktion beraubt auch degenerieren müssen.

Wenn dagegen die Samenanlagen befruchtet werden, so tritt in dem Fruchtschuppenwirtel gleich ein rasches, nachträgliches Wachstum ein; die Basis der Fruchtschuppen wird immer größer und dicker, sie wölbt sich nach innen deutlich vor; es wird aber zugleich die ganze Schuppe stärker und größer und auf ihrer Außenseite mehr konvex, sodaß sich die drei Schuppenspitzen oberhalb der Zapfenmitte einander nähern. Die Entwicklung von neuen Gewebemassen auf dem inneren, basalen Schuppenteile geht rasch vorwärts, die Gewebemassen der nebeneinander stehenden Schuppen fließen schon von der Schuppeninsertion angefangen zusammen, das wuchernde Gewebe füllt die Lücken zwischen den Eichen, welche endlich von demselben auch von oben ganz überwachsen werden, aus, sodaß sie dann im Gewebe völlig eingeschlossen sind. Dieses Gewebewachstum schreitet dennoch nicht bis zu der eigentlichen Spitze der Fruchtschuppe vor; es bleibt vielmehr auf den basalen und mittleren Teil derselben beschränkt. Die Folge davon ist die, daß die Schuppenspitze etwas nach außen abgelenkt wird, und zwischen den drei Fruchtblätterspitzen ein Feldchen vom Gewebe entsteht, welches die Eichen von oben kuppelförmig überwölbt.

In dieser ganzen Entwicklungsgeschichte der *Juniperus*-Beere kann ich nichts anderes sehen, als ein nachträgliches Wachstum und die Verdickung des Fruchtblattes, was bekanntlich eine ganz gewöhnliche Erscheinung bei den Karpellen ist.

Man muß deshalb daraus das Resultat ziehen, daß die drei Fruchtschuppen der weiblichen *Juniperus*-Blüte drei ganz einfache Karpelle vorstellen, und daß man hier überhaupt von keiner „Deckschuppe" — welche durch die Spitze des Fruchtblattes repräsentiert werden soll — und einer eigentlichen „Fruchtschuppe" — welche der erst nachträglich wachsende und die Eichen umschließende Gewebewulst vorstellen mag — keine Rede sein kann.

Es ist schon oben hervorgehoben worden, daß die „Fruchtschuppe" von Anfang an ganz und deutlich einfach erscheint und zwar auch dann noch, wenn die Eichen schon völlig ausgebildet und reif sind. Man müßte deshalb annehmen, daß das eigentliche Fruchtblatt erst nachträglich nach der Befruchtung der Eichen hervorwächst, wogegen früher keine Spur dieses so wichtigen Organs zu finden war[1]). Es ist gewiß undenkbar und der Natur widersprechend, daß zuerst die Eichen und dann erst nachträglich ihr Fruchtblatt — dessen Abkömmlinge sie vorstellen — zur Entfaltung gelangen sollte. — Die Deutung der Fruchtschuppe als ein zusammengesetztes Organ konnte nur durch bloße Deduktion per analogiam ohne gründliche Beobachtung der tatsächlichen Verhältnisse zu Stande kommen.

Was die anderen Gattungen der *Cupressineen* betrifft, habe ich bei *Thuja* und *Chamaecyparis*[2]) im Allgemeinen dieselben Verhältnisse wie bei *Juniperus* sichergestellt. Die Fruchtschuppe ist bei den beiden Gattungen ohne Zweifel ganz einfach. Der Verlauf der Verdickung des Fruchtblattes läßt besonders bei *Chamaecyparis* erkennen, daß es sich hier um keine Neubildung handeln kann. Zur *Chamaecyparis* gesellt sich in dieser Hinsicht auch *Cupressus*. — Über die übrigen *Cupressineen*-Gattungen will ich mich noch nicht in einer entscheidenden Weise äußern, weil ich bis jetzt sehr wenig frisches Material zur Verfügung hatte.

Kubart (6) hat der Anschwellung der Fruchtblätter von *Juniperus communis* auf Grund von anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen eine ganz eigenartige Bedeutung zugeschrieben. Er fand vor allem, daß das Wachstum der sogenannten „Fruchtschuppen" (im Sinne Eichlers) ringsum an der Basis der „Deckblätter" in der Form eines kreisförmigen Wulstes beginnt[3]).

[1]) Ich beziehe mich auch auf die anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen von Kubart (6), welcher sagt: „Sie (die „Fruchtblätter") sind zur Zeit, da die Samenanlagen bereits entwickelt sind, noch nicht zu sehen, sie bilden sich erst später aus".

[2]) *Chamaecyparis nutkaensis* Spach, *Chamaecyparis pisifera* S. et. Z., *Chamaecyparis sphaeroidea* Spach.

[3]) Kubart (6): ... die Bildung der „Fruchtschuppen" vollzieht sich rings um die ganze Achse; nicht allein superponiert der Oberseite der „Deckblätter" tritt die Bildung der „Fruchtschuppe" auf, sondern der ganze Sproß fängt an, in dieser Zone intensiv zu wachsen.

Die Art und Weise des Gefäßbündelverlaufes führt den genannten Autor zur Überzeugung, daß der Hauptteil der fertigen Schuppe des Beerenzapfens der „Fruchtschuppe" angehört, gegenüber der Ansicht Strasburgers, welcher sagt: „Bei *Juniperus communis* ist die Entwicklung der Fruchtschuppe eine verhältnismäßig sehr schwache; sie erreicht gar nicht die Spitze des Deckblattes . . .", zu welcher Ansicht Strasburger auch durch Verfolgung des Gefäßbündelverlaufes gekommen ist. Kubart schließt vielmehr, daß man nach dem Verlaufe und nach der Verzweigung der Gefäßbündel, wie dieselben von ihm selbst und von Strasburger beobachtet wurden, folgern kann, daß die Fruchtschuppe nicht mit einem axillaren Sprosse gleichwertig sein kann. Diese Ausführungen sind auch für unsere Deutung des Fruchtblattes von Wichtigkeit, denn sie unterstützen die Ansicht, daß das Fruchtblatt einfacher Natur ist.

Die angeführten entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen geben dem genannten Verfasser Anlaß zu der von ihm nur zurückhaltend ausgesprochenen Ansicht, daß es sich hier wohl nicht um ein Fruchtblatt, sondern um eine Neubildung handeln dürfte, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Arillus von *Taxus* haben soll.

Es ist nicht meine Absicht gegen diese, nur als bloße Möglichkeit ausgesprochene Ansicht polemisch aufzutreten. Doch will ich darauf aufmerksam machen, daß es nicht nötig ist, in unserem Falle zu einer so unnatürlichen Deutung zu greifen, durch welche neue Begriffe in die Morphologie der *Cupressineen* eingeführt würden. Die Arillarbildung bei *Taxus* selbst entbehrt noch der vollkommenen Aufklärung. Aus der ganzen Auseinandersetzung Kubarts geht hervor, — was auch mit meinen Beobachtungen völlig im Einklange steht, daß die Gewebewucherung, welche endlich die Eichen vollkommen einschließt, nicht zwischen dem Schuppenwirtel und dem Eichenquirl als ein Zwischengebilde entwickelt wird, sondern daß eigentlich die Basis der Fruchtblätter selbst in ihrer ganzen Ausdehnung, besonders aber auf ihrer inneren Fläche, zu wachsen beginnt. Die Fruchtblätter stehen dicht gedrängt nebeneinander, mit ihren Rändern sich an der Basis vollkommen berührend, sehr oft auch verwachsend, sodaß durch die Gewebewucherung in diesen Partien ein kreisförmiger, ringsum geschlossener Wulst entstehen kann. Dieses Verhalten ist übrigens nicht das überall einzige; ich konnte nämlich vielmals beobachten, daß die Wucherung in drei deutlich gesonderten Teilen vor sich ging[1]).

Die Verdickung der Fruchtblätter wird also durch rasche

---

[1]) In einer ganz übereinstimmenden Weise äußern sich Schröter und Kirchner (18): „Die fertilen Schuppen wachsen heran, indem zuerst auf der Mitte ihrer Innenseite eine Wulst entsteht, die später an Größe zunimmt. Die von Anfang an am Grunde mit einander verwachsenen Fruchtblätter zeigen nun an dieser Stelle ein intensives interkalares Wachstum . . . . — Die Anschwellungen der Fruchtblätter überragen bald die Blattspitzen und drängen diese etwas nach auswärts".

Teilung und Vermehrung des meristematischen, der Fruchtblattbasis angehörenden Gewebes verursacht, worüber uns auch der (von Kubart auch angeführte) Umstand belehrt, daß die annähernd dreieckige Fläche, welche zwischen den drei Fruchtblätterspitzen an dem Gipfel des ausgewachsenen Beerenzapfens sich befindet, der morphologischen Oberseite der Fruchtblätter entspricht, indem sie mit zahlreichen Spaltöffnungen besetzt ist. Auf diesen Umstand hat auch schon Strasburger aufmerksam gemacht. Daraus ist es aber ersichtlich, das die Vermehrung des Gewebes zwischen der unteren und oberen Epidermis, also in dem Fruchtblatte selbst, ihren Ursprung genommen haben müßte. Würde der verdickte Wulst als eine selbständige Bildung mit dem Fruchtblatte an dessen innerer Fläche verwachsen, so müßte diese verdeckt werden. Die Gipfelfläche müßte dann diesem Neugebilde angehören.

Das Bestreben der vergleichenden Morphologie geht gewiß dahin, für einzelne Modifikationen des Blütenbaues eine einfachste, aber allgemein gültige Deutung zu finden und dieselben auf einen einheitlichen Grundtypus zu überführen. Einzelne, oben angeführte Erklärungen des Blütenbaues von *Juniperus communis* stoßen hie und da auf verschiedene Hindernisse, weil man einige Tatsachen nicht mit Hilfe derselben erklären kann.

Es bleibt deshalb nichts übrig, als eine solche Deutung anzunehmen, welche auch mit Hinsicht auf die nächste Verwandtschaft am natürlichsten erscheint und welche auf wirklich beobachteten Tatsachen basiert.

Zusammenfassung.

1. Die Eichen der Blütenzapfen von *Juniperus*, *Thuja*, *Chamaecyparis* gehören zu den Schuppen, hinter welchen sie stehen; die letzteren stellen ihre mütterlichen Fruchtblätter vor.

2. Fruchtschuppen von *Juniperus*, *Thuja*, *Chamaecyparis* sind sowohl in der Jugend, als auch in der Fruchtzeit ganz einfacher Natur, sie sind einfache fertile Phyllome (Karpelle). Die Eichen stehen demnach auf der Blütenachse erster Ordnung.

3. Nach der Befruchtung beginnt ein starkes interkalares Gewebewachstum an der Basis der Fruchtblätter, wodurch ihr innerer Teil wulstartig emporwächst und die Spitze des Fruchtblattes nach außen ablenkt.

4. Die „Fruchtschuppe" von *Cryptomeria* ist aus einer Stützbraktee und aus einigen (2—6, gewöhnlich 5) fertilen Schuppen eines axillaren Sprosses, dessen Achse verkümmert war, zusammengesetzt. Diese, der Stützbraktee angewachsenen fertilen Phyllome (Karpelle) bilden auf der Innenseite der Stützbraktee eine Wulst, welche in so viele Zähne kammartig gespalten erscheint, aus wie vielen Fruchtblättern er entstanden ist. — Die Eichen stehen hier demnach auf der Blütenachse zweiter Ordnung.

Ich erfülle eine angenehme Pflicht, indem ich dem hochgeehrten Herrn Universitäts-Professor Dr. Jos. Velenovský, Direktor des botanischen Instituts und Gartens der k. k. böhmischen Universität in Prag für seine liebenswürdige, mir durch Zusendung von Untersuchungsmateriale erteilte Unterstützung meinen wärmsten Dank aussage. — Nebst dem sei auch dem Herrn Dr. Otto Gintl (Kgl. Weinberge) für seine gütige Beihilfe mein gebührender Dank gezollt.

Benutzte Literatur.

1. Čelakovský, L., Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der *Abietineen*. (Abh. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. Prag 1882.)
2. Eichler, A., Blütendiagramme I. 1875.
3. —, Über die weiblichen Blüten der *Koniferen*. (Monatsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Berlin 1881.)
4 —, *Coniferae* in Engler-Prantels Pflanzenfamilien. II. 1. 1889.
5. Kramer, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des anatom. Baues der Fruchtblätter d. *Cupressineen* u. d. Placenten d. *Abietineen*. Leipzig 1885.
6. Kubart, B., Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L. (Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien 1905.)
7. Mohl, H. v., Über die männlichen Blüten der *Koniferen*. (Verm. Schriften botan. Inhalts. 1895.)
8. Payer, Recherches organogéniques sur la fleur des *Conifères*. 1860.
9. Parlatore, Flora Italiana. IV.
10. Renner, O., Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*. (Flora 1904.)
11. Schlechtendal, F. L. v., Botanische Zeitung. 1862.
12. Schröter, C., Über abnorme Beerenzapfen von *Juniperus communis*. (Berichte d. schweiz. botan. Gesellschaft. H. 7. Bern 1897.)
13. — u. Kirchner, O., Gattung *Juniperus*. (Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. I. 1. 1906.)
14. Schumann, K., Über die weiblichen Blüten der Coniferen (Verh. d. Botan. Ver. d. Prov. Brandenburg. Jahrg. 44. 1902).
15. Strasburger, E., Die *Koniferen* und die *Gnetaceen* 1872.
16. Velenovský, J., Zur Deutung der Fruchtschuppe der *Abietineen*. (Flora 1888.)
17. —, Einige Bemerkungen zur Morphologie der Gymnospermen. (Beihefte z. Botan. Centralblatt. 1903.)
18. —, Vergleichende Morphologie. I. Prag 1905.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1. Ein durchgewachsener Zapfen von *Cryptomeria japonica* Don; *b* Stützbraktee des Fruchtblattes, *cr* kammartige Fruchtschuppe (Crista). — s_1, s_2, s_3 sterile, in der Achsel der einzelnen Nadelblätter stehende Knospen bezw. Ästchen. — Die oberen und die unteren Schuppen des Fruchtzapfens einfach, steril und ohne den kammartigen Auswuchs.

Fig. 2. Querschnitt durch den mittleren Teil einer fruchtbaren Zapfenschuppe mit fünfzähniger Crista, die Zahl und Orientierung der Leitbündel zeigend, von denen das unten in der Mitte stehende der Stützbraktee, die

übrigen der eigentlichen „Fruchtschuppe" angehören, welche demnach aus fünf Phyllomen des axillaren Sprosses zusammengesetzt erscheint. — *x* Xylem, *ph* Phloëm, *p* Grundparenchym, *sc* Sclereiden, *k* Harzkanal der Stützbraktee mit Harz.

Fig. 3. Ein steriles, in der Achsel der Nadel *b* auf der Achse eines durchgewachsenen Zapfens stehendes Ästchen mit ein wenig vergrößerten Vorblättern *α β*; *c d* die folgenden Nadelblätter.

Fig. 4. Eine sterile Achselknospe der durchwachsenden Zapfenachse mit deutlich vergrößerten Vorblättern *α, β*. Außer diesen nur noch zwei Nadeln (*c*, *d*) entwickelt, die Knospenachse verkümmert.

Fig. 5. Eine noch mehr reduzierte Knospe. Die Vorblätter in der Mediane einander genähert. Bezeichnung wie in Fig. 3 u. 4.

Fig. 6. Dieselbe Knospe von rückwärts (von der Achsenseite).

Fig. 7—11. Diagramme der abweichend gebauten weiblichen Blüten von *Juniperus communis* (siehe S. 32).

Fig. 12—14. Diagramme der abweichend gebauten weiblichen Blüten von *Thuja occidentalis* (siehe S. 35).

Fig. 15—18. Diagramme der weiblichen Blüten von *Thuja orientalis* (siehe S. 36).

Zur Nukleolusfrage.[1]

Ein Beitrag zur Kenntnis der Bildung von Nukleolus in vegetativen Zellen von *Lupinus angustifolius* und *Allium cepa.*

Von

Peter Georgevitch.

Mit Tafel V.

Über die Herkunft und die Bedeutung der Nukleolen werden zur Zeit nach V. Häcker[2]) drei Theorien vertreten.

Die erste ist die Transportationstheorie, „da nach derselben die Substanz der Nukleolen zu Beginn der Teilung auf die sich bildenden Chromosomen übertragen und bei der Rekonstitution der Tochterkerne den Tochterschleifen wieder entnommen wird.“

Die zweite Theorie ist die Reservestoff-Theorie Strasburger's[3]). Nach dieser Theorie stellt die Nukleolarsubstanz einen Reservestoff dar, aus dem das Kinoplasma nach Bedarf schöpft und durch dessen Aufnahme seine Tätigkeit erhöht wird.

Eine dritte, die Kernsekret-Theorie, ist von V. Häcker aufgestellt. Er nimmt an, wie die Mehrzahl der Autoren, daß die Nukleolen keine strukturierten Gebilde seien. Nach ihm stellt aber Nukleolus keine Nähr- oder Reservestoff-Substanz dar, sondern nur ein Abspaltungs- oder Zwischenprodukt des Stoffwechsels, „welches während der vegetativen Tätigkeit der Zelle und des Kernes in oder an den chromatischen Balken und Fäden zur Abscheidung gelangt und noch während der Kernruhe oder in Beginn der Mitose als eine Art Sekret aus dem Kernraum entfernt wird, und zwar entweder in gelöster oder, im letzteren Fall, auch in ungelöster Form.“

Neuerdings zeigt sich bei manchen Autoren die Tendenz, die Prinzipien der ersten und der zweiten Theorie zu kombinieren und den Nukleolus als einen Stoff aufzufassen, aus welchem nicht

[1]) Die vorliegende Arbeit ist in den Annalen der serbischen Akademie der Wissenschaften zu Belgrad erschienen, und mit ihrer Bewilligung wird auch dieser Auszug veröffentlicht.

[2]) Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899. pag. 114.

[3]) Karyokinetische Probleme. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28.)

nur Kinoplasma, sondern auch die Chromosome nach Bedarf schöpfen können und dadurch ihre Substanz vermehren.

Trotzdem ist aber diese Frage noch nicht genug aufgeklärt, und in der Literatur finden wir noch manche Meinungserschiedenheit.

So sagt O. Hertwig[1]) über diese Frage folgendes: „Nach der herrschenden Lehre werden während der Karyokinese die Nukleolen aufgelöst, um später in den Tochterkernen wieder neu gebildet zu werden. Was bei der Auflösung aus der Substanz wird, und wie die Neubildung vor sich geht, konnte mit unsern üblichen Hifsmitteln nicht genau festgestellt werden. Die Kontinuität zwischen alten und neuen Nukleolen war jedenfalls unterbrochen“ (p. 197).

Diese Tatsache möchte ich besonders hervorheben und gleich darauf hinweisen, daß ich als Hauptaufgabe meiner Arbeit den Nachweis über die Kontinuität der einzelnen Nukleolengenerationen betrachte.

Material und Methoden.

Es wurden untersucht die Wurzelspitzen von *Lupinus angustifolius* und *Allium cepa*, die in Flemming'scher Flüssigkeit fixiert, nach üblicher Methode behandelt, und in Schnitte von 5—7 μ zerlegt wurden. Die Schnitte von *Lupinus* wurden ausschließlich nach Heidenhain mit Eisenhämatoxylin, dagegen diejenigen von *Allium* nach Heidenhain mit Hämatoxylin und nach Flemming mit drei Farben gefärbt.

1. Lupinus angustifolius.

Der Zellkern von *Lupinus* enthält im Ruhezustande (Fig. 1) verhältnismäßig wenig Chromatin, welches an der Peripherie des Kernes verteilt ist. Es ist bemerkenswert, daß diese Chromatinmasse auf einzelne Punkte konzentriert ist, welche sich sehr intensiv färben und wahrscheinlich die Chromosomen in ruhendem Zustande darstellen.

In der Mitte des Zellkernes befindet sich ein verhältnismäßig großer Nukleolus, welcher mehrere Vakuolen enthält. Die Peripherie des Nukleolus färbt sich viel intensiver als die vakuolisierte Mitte, wie das auch von H. Wager[2]) für den Nukleolus von *Phaseolus* gezeigt worden ist (p. 43).

Der Nukleolus ist auf den Präparaten von einem hellen Hof umgeben, welcher aber in frischem Zustande nicht nachzuweisen, und deshalb als Kunstprodukt der Fixierung aufzufassen ist. Für diese Auffassung sprechen auch jene feine Fasern, welche den Nukleolus mit dem peripheren Kernnetze verbinden, und welche auch Wager folgendermaßen beschreibt: „In the resting condition the nukleolus is suspended to the peripheral network by delicate treads, which are only visible in carefully stained specimens“ (p. 45).

---

[1]) Allgemeine Biologie. Zweite Auflage des Lehrbuches „die Zelle und die Gewebe“. Jena 1906.

[2]) The nucleolus and nuclear division in the root apet of *Phaseolus*.

Bei der Fixierung zieht sich der Nukleolus zusammen, wobei auch einige Partien des Kernnetzes, die mit dem Nukleolus verklebt waren, in feine Fäden ausgezogen werden. Wager läßt diese Verbindungsfäden — „suspending treads“ — eine große Rolle spielen, und meint, daß die Nukleolarsubstanz durch diese in „surrounding treads“ des Kernnetzes übergehe. Das Stadium der Prophase verläuft normal, und die Chromosome differenzieren sich um die bestehenden Chromatinzentren heraus. Am Ende der Prophase sind die Chromosomen schon differenziert, und der Nukleolus beginnt eine unregelmäßige, amoeboide Form anzunehmen. Ein solches Stadium ist in der Figur 2 dargestellt: Der Nukleolus ist viel intensiver als die Chromosomen gefärbt, und fängt an, Vakuolen zu bekommen. Ein weiterer Schritt in der Vakuolisierung des Nukleolus ist in der Figur 3 zur Anschauung gebracht. Der Nukleolus hat eine noch unregelmäßigere Form bekommen; die Vakuolisierung des Nukleolus ist noch weiter fortgeschritten, und deshalb ist der Nukleolus in mehrere Enden ausgezogen. Die Chromosome zeigen noch immer den innigen Zusammenhang mit dem Nukleolus. Sehr interessant in dieser Beziehung ist das Stadium, welches in der Figur 4 dargestellt ist.

Hier ist die Masse des Nukleolus in vier deutliche Enden ausgezogen, welche mehr oder weniger die Form der Chromosome angenommen haben. Es ist weiter sehr bemerkenswert, daß nur diese vier Enden vom Nukleolus eine Vakuolisierung zeigen und dadurch ihre gemeinsame Abstammung vom Nukleolus deutlich bekunden.

Dieses Stadium ist auch insoforn interessant, als die drei oberen Enden des Nukleolus viel kompakter erscheinen und mit wenigen Vakuolen versehen sind und sich deshalb viel intensiver färben als das vierte (untere) Ende, welches viel mehr Vakuolen enthält und sich weniger intensiv färbt. Dies wird wahrscheinlich derjenige Teil von Nukleolus sein, welcher später als ein Überschuß in das umgebende Protoplasma ausgestoßen wird (extranuklearer Nukleolus). Nur diese Enden vom Nukleolus besitzen Vakuolen, die bei den umgebenden Chromosomen zur Zeit vermißt werden, und sich außerdem noch viel intensiver färben als die Chromosomen.

Auf Grund dieser Eigenschaften ist es wohl unwahrscheinlich, daß eine Verwechslung der Chromosome mit den Teilen vom Nukleolus möglich wäre.

Selbst H. Wager, welcher annimmt, daß die Nukleolarmasse durch ihre Verbindungsfäden in das Kernnetz transportiert werde, und erst aus diesem die Chromosome gebildet werden, gibt zu, daß es in manchen Fällen gerade so aussieht, als ob die Nukleolarsubstanz direkt zu Chromosomen umgewandelt wäre.

So sagt Wager: „It is extremely difficult, however, to be certain of the exact sequence of events, as the observations have to be made entirely on stained specimens. In many cases the nukleolus appears as if it was becoming direktly transformed into chromosomes, ...“ (p. 47). Nach der Differenzierung der Chromosome aus dem Kernnetze und aus einem Teil vom Nukleolus werden die

Spindelfasern gebildet, die vom Spindelpole zu den Chromosomen verlaufen. Metaphase und Anaphase verlaufen in normaler Weise. In der Telophase werden die Tochterkerne gebildet, und nachher das Kernnetz in der von Grégoire und Wygaerts[1]) angegebenen Weise. Es erfolgt zuerst die Anhäufung der Chromosome an die Spindelpole und dann das Auseinanderweichen derselben. Dabei werden zahlreiche Anastomosen zwischen einzelnen Chromosomen gebildet.

Diese Anastomosen sind nichts anderes als die ausgezogene Substanz der Chromosome, welche zu der Zeit Vakuolen in ihrer Masse bekommen haben.

Eine gewisse Anzahl von Chromosomen vereinigen sich zu einer unregelmäßigen, kompakten Masse, welche noch immer mit dem Kernnetze verbunden ist.

So sehen wir in der Figur 5 eine schon geteilte Zelle mit zwei Tochterkernen dargestellt. In beiden Tochterkernen können wir je drei kompakte chromatische Massen wahrnehmen, und zwar in dem oberen Tochterkerne alle drei weit von einander entfernt, und nur durch das chromatische Kernnetz verbunden.

In dem unteren Tochterkerne können wir schon die angebahnte Vereinigung dieser chromatischen Massen wahrnehmen. Zwei größere chromatische Massen sind einander genähert und teilweise schon vereinigt.

Die rechte Hälfte ist aber viel intensiver gefärbt als die linke, woraus man den Schluß ziehen kann, daß diese Masse durch Vereinigung beider Hälften entstanden ist.

Ein weiterer Schritt der Vereinigung von Chromosomen ist in der Figur 6 dargestellt.

Im oberen Tochterkerne befinden sich zwei kompakte chromatische Massen, die sich viel intensiver färben als die übrigen an der Peripherie des Kernes befindlichen Chromosome. Außerdem sind diese Massen so einander genähert, daß deren Umrisse kaum zu unterscheiden sind.

Vergleichen wir dieses Stadium mit dem in der Figur 5 dargestellten, so können wir feststellen, daß die angebahnte Vereinigung von drei chromatischen Massen zu zwei, wie sie im unteren Tochterkerne der Figur 5 dargestellt wurde, auf dem Stadium der Figur 6 vollzogen ist. Die vollendete Vereinigung aller chromatischen Massen zu einer einzigen ist im unteren Tochterkerne der Figur 6 zur Anschauung gebracht. Während man im oberen Tochterkerne zwei chromatische Massen antrifft, sehen wir im unteren Tochterkerne nur eine einzige kompakte Masse von unregelmäßiger Form und unebenen Umrissen. Außerdem kann man noch feststellen, daß diese zentrale Masse durch feine Fibrillen des Kernnetzes mit den peripheren Chromosomen in Verbindung steht. Das ist aber ein Beweis mehr, daß diese Masse durch eine Vereinigung von mehreren Chromosomen entstanden ist, die ihrerseits mit anderen

---

[1]) La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatique. (Extrait de la Revue: „La Cellule“. T. XXI.)

Chromosomen im Zusammenhang waren. Endlich bekommt diese Masse eine rundliche Form und mehrere Vakuolen und stellt so den regenerierten Nukleolus dar.

Demnach können wir wohl annehmen, daß der regenerierende Nukleolus in den vegetativen Zellen von *Lupinus* in der Telophase durch Vereinigung mehrerer Chromosome zu einer Masse entstanden ist. Wenn wir nun weiter bedenken, daß in der Prophase aus dem Nukleolus drei Chromosome entstanden sind, während in der Telophase der regenerierende Nukleolus durch Vereinigung von drei chromatischen Massen gebildet wird, so kann man daraus klar ersehen, daß diese Massen nur die Chromosome des Tochterkernes sein können.

Nach dieser Auffassung ist die Kontinuität zwischen alten und neuen Nukleolen wohl gesichert.

Auch in der Literatur finden wir einige Angaben über eine direkte Entstehung der Chromosome aus der Masse des Nukleolus. So hat J. Berghs[1]) für Spirogyra solche Angaben über die Bildung von Chromosomen gemacht. Nach diesem Autor werden die Chromosome in der Prophase aus der Masse des Nukleolus gebildet.

Auf Seite 65 sagt Berghs folgendes: On voit que les chromosomes se dégagent du nucléole quiescent au sein du quel ils étaient contenus".

Berghs nimmt an, daß sich das perinukleolare Kernnetz bei der Bildung von Chromosomen nicht beteiligt.

Außer diesen echten Chromosomen werden auch sogenannte „bâtonnets somatiques" ebenfalls aus der kernigen Masse des Nukleolus gebildet.

H. Wager hat die Rekonstitution des Nukleolus im Tochterkerne für *Phaseolus* beschrieben. Er hat ebenfalls gefunden, daß ein im Tochterkerne regenerierender Nukleolus durch Vereinigung mehrerer chromatischer Massen (Chromosomen) gebildet wird.

Verschiedene Farbentöne dieser Massen deuten darauf hin, daß dieselben durch Vereinigung mehrerer kleinerer entstanden sind.

Seine diesbezügliche Resultate faßt Wager im folgenden Satze zusammen: „I think, ... that the nucleoli in the daughter-nuclei definitely originate by the fusion of the chromosomes, first of all into a number of small nucleolar masses, connected together by a deeply stained network, and then by further fusion into the large nucleoli found in the mature cells" (p. 47).

2. Allium cepa.

Der Zellkern dieser Spezies enthält viel mehr Chromatin und relativ längere Chromosome als der Zellkern von *Lupinus*. Im ruhenden Zustande (Fig. 7) enthält der Zellkern einen relativ kleineren Nukleolus, in dessen Mitte eine große Vakuole verhanden ist, und ist von keinem hellen Hof umgeben.

---

[1]) Le noyau et la cinèse chez le *Spirogyra*. (Extrait de la Revue „La Cellule". T. XXIII. f. 1.)

Nach B. Němec[1]) befindet sich bei jüngeren Zellkernen von *Allium cepa* ein sehr schmaler, von radialen Fibrillen durchsetzter Hof. Später soll aber bei älteren Kernen dieser Hof durch Anhäufung von Chromatinkernen an die Fibrillen verschwinden. Es ist wohl möglich, daß in der Figur 7 ein solcher Kern dargestellt ist, füge aber gleich hinzu, daß auch an anderen Präparaten kein Hof wahrzunehmen war.

Vom Nukleolus sind zahlreiche feine Fäden in radialer Richtung nach der Kernperipherie ausgespannt. Diese Fäden kreuzen sich, und in den Knotenpunkten wird die sehr intensiv sich färbende chromatische Masse angesammelt. Interessant ist es, daß die Längsspaltung des chromatischen Kernfadens vor seinem Zerfall in einzelne Chromosome erfolgt.

Zu gleicher Zeit mit dem Zerfall des Kernfadens kommen auch die achromatischen Polkappen zum Vorschein. In der Figur 8 ist nur eine solche dargestellt, da der Schnitt etwas schief zur Spindelachse geführt wurde. Auf diesem Stadium hat der Nukleolus seine ursprüngliche Form geändert, indem er mehr länglich und unregelmäßig geworden ist. In seiner Mitte sehen wir nicht mehr jene große, helle Vakuola, weshalb der Nukleolus jetzt ganz homogen erscheint.

Es wurde schon betont, daß die Präparate, nach welchen die Figuren 7, 8 und 9 gezeichnet sind, nach Flemming mit drei Farben gefärbt wurden. Nach dieser Methode färbt sich bekanntlich der Nukleolus intensiv hellrot, die Chromosomen dagegen purpurrot. Dieses verschiedene tinktionelle Verhalten gibt uns die Möglichkeit, die Bestandteile von Nukleolus und Chromosomen sicher von einander zu unterscheiden.

Auf dem in der Figur 8 dargestellten Stadium ist die achromatische Polkoppe schon gebildet, der Nukleolus aber ist noch immer im Inneren des Kernes ganz vorhanden. Daraus können wir den Schluß ziehen, daß zur Bildung der achromatischen Polkoppe keine Nukleolarsubstanz verbraucht wurde. Dasselbe Verhältnis bleibt auch später bestehen. Der Nukleolus hat seine Form noch weiter geändert und schließlich die Form eines Chromosoms angenommen.

So sehen wir in der Figur 9 unter anderen Chromosomen auch ein solches, welches dieselbe hellrote Färbung zeigt wie der Nukleolus selbst, es liegt in der Mitte der unteren Reihe der in der Metaphose sich befindenden Chromosome.

Auf diesem Stadium ist die Kernmembran desorganisiert, und die achromatische Figur vollständig ausgebildet, obgleich die Nukleolarsubstanz in der Form eines Chromosoms ganz erhalten ist. Für unsere Annahme, daß dieses hellrot sich färbende Chromosom vom Nukleolus entstanden ist, spricht noch der Umstand, daß nur dieses einzige Chromosom die intensiv hellrote Färbung zeigt, während alle anderen Chromosome sich dunkelrot färben.

---

[1]) Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII. H. 2.)

Das Stadium der Anaphase und der Telophase verläuft in normaler Weise. In der Figur 10 ist das Stadium der Telophase dargestellt: Beide Tochterkerne sind regeneriert und mit einer Membran umgeben. Außerdem ist die Zellplatte gebildet und zeigt in ihrer Mitte die charakteristische Krümmung, welche auch von Němce für *Allium* beschrieben wurde.

Die Chromosome zeigen deutliche Vakuolen in ihrer Masse, wie das Grégoire und Wygaerts für vegetative Zellen beschrieben haben. In jedem Tochterkerne sieht man je ein vakuolisiertes Chromosom, in dessen Mitte ein längliches oder ovales Körperchen in der Verlängerung desselben Chromosoms liegt. Dieses Körperchen ist kompakt, während die anderen Bestandteile dieses Chromosoms vakuolisiert sind. Außerdem färbt es sich weniger intensiv als die Bestandteile dieses und anderer Chromosome, und zeigt überhaupt alle Eigenschaften eines regenerierenden Nukleolus. Bei einer genauen Betrachtuug des mikroskopischen Bildes kann man feststellen, das dieses kompakte Körperchen durch je zwei parallele, feine, farblose Fädchen mit anderen Bestandteilen dieses Chromosoms in Verbindung steht.

Das ganze Bild macht den Eindruck, als ob die Masse eines Chromosoms sich um diesen Punkt konzentrierte, wodurch derselbe durch die Apposition der Chromatinmasse vergrößert wird.

Den Vorgang der Konzentration der Chromosomenmasse in beschriebene Zentren können wir uns folgendermaßen vorstellen: Um einen kompakten Punkt des vakuolisierten Chromosoms, welcher beiderseits durch je eine Vakuole von anderen Bestandteilen des Chromosoms getrennt ist, wird immer neue chromatische Masse von beiden Seiten her aufgelagert. Dadurch wird das kompakte chromatische Körperchen immer größer, bleibt aber noch immer durch je zwei feine, farblose Fädchen mit anderen Teilen dieses Chromosoms in Verbindung. Nach der von Grégoir und Wygaerts gegebenen Definition stellen diese Fädchen die lateralen Wände der Vakuole, und sind aus der Chromosomenmasse gebildet. In der beschriebenen Weise konzentriert sich die ganze Masse eines bestimmten Chromosoms zu einem kompakten, kleineren oder größeren Punkt, welcher einen regenerierenden Nukleolus darstellt. Aus der Masse anderer Chromosome wird dagegen das chromatische Kernnetz in bekannter Weise gebildet.

So haben wir den ganzen Zyklus der Veränderungen des Nukleolus festgestellt. In der Prophase wird aus dem Nukleolus ein Chromosom (für *Allium*) gebildet, und in der nächsten Telophase regeneriert der Nukleolus aus der Masse eines bestimmten Chromosoms.

Solche Entstehungsweise von Nukleolus steht im besten Einklange mit der Theorie der Chromosomenindividualität. Grégoire und seine Schüler haben besonders betont, daß die Chromosome in der Telophase nur ihre Form, nicht aber ihr Wesen verändern, woraus zu schließen ist, daß im Ruhezustande der Zellkern dieselbe Chromosomenzahl wie bei der Mytose enthält, nur ohne deutliche Umrisse einzelner Chromosome. In der Prophase dagegen wird

nur die Masse einzelner Chromosome aus dem Kernnetze konzentriert, und zwar aus denjenigen Teilen desselben, welche in der Telophase durch Vakuolisierung derselben Chromosome entstanden sind.

Auf diese Weise ist die so viel erörterte Individualität der Chromosome auf das deutlichste bewiesen. Unsere Annahme über die Entstehung des Nukleolus nach der gegebenen Erklärung steht keineswegs im Widerspruch mit der Theorie von der Individualität der Chromosome, da aus den vakuolisierten Chromosomen einer Telophase wieder nur die Chromosome der nächsten Prophase gebildet werden.

Zu diesen Chromosomengenerationen wird die Masse des Nukleolus in Form eines oder mehrerer Chromosome in der Prophase hinzugefügt, oder aus denselben in der Telophase als der regenerierende Nukleolus eliminiert.

Ganz anders verhält sich die Sache nach der von Wager gegebenen Beschreibung der Entstehung von Nukleolus. Nach ihm werden die Chromosome in der Prophase nur aus dem Kernnetze gebildet. Der Nukleolus gibt nur die amorphe Masse — „nucleolar material" —, welche aus dem Nukleolus durch die „suspending fibres" in das Kernnetz übergeht, und dadurch dessen Masse vermehrt.

In der Telophase dagegen entsteht der Nukleolus durch Vereinigung einiger Chromosome, morphologisch also aus ganz verschiedenen Elementen, welche nur einen Teil des Nukleolus aus der Prophase enthalten. Dadurch ist aber die Kontinuität zwischen dem alten Nukleolus einer Prophase und dem neuen in der nächsten Telophase unterbrochen.

Für *Allium* hat B. Němec[1]) die Bildung des Nukleolus durch Umwandlung der Spindelfasern an den Polen der Teilungsfiguren beschrieben.

Die Mantelfasern verlieren ihre faserige Struktur und werden in eine homogene Masse umgewandelt, welche ihre konische Form beibehalten hat. Später wird sie körnig und färbt sich mit drei Farben rötlich gelb. Einzelne Körner dieser Masse vereinigen sich zu einem oder mehreren rundlichen Körpern, welche alle Eigenschaften der regenerienden Nukleolen aufweisen. Sie liegen am Pole des Tochterkernes in einer kleinen Vertiefung und erst später dringen sie in das Kerninnere

Auf meinen Präparaten, die ebenfalls mit drei Farben nach Flemming gefärbt wurden, konnte ich nie eine solche Umwandlung der Spindelfasern in Nukleolus beobachten.

Dagegen habe ich sehr oft die Gelegenheit gehabt, an den Polen der Tochterkerne solche sehr intensiv sich färbende Körperchen in einer Vertiefung zu beobachten. In allen Fällen hat sich aber herausgestellt, daß diese rundlichen Körperchen an den Polen der Tochterkerne nichts anders waren als die kompakten Enden eines vakuolisierten Chromosoms, welches am Pole des Tochterkernes lag, und über die übrigen hinausragte. Das kompakte

[1]) l. c. p. 330.

Ende eines solchen Chromosoms färbt sich aber intensiv und ist von anderen Teilen dieses Chromosoms durch eine Vakuole getrennt. Auf ersten Blick macht es den Eindruck eines selbständigen Körpers, und es ist wohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß sie irrtümlicherweise als Nukleolen interprätiert wurden.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des Abé'schen Zeichenapparates gezeichnet.

Fig. 1. Eine Periblemzelle aus dem Längsschnitte einer Wurzelspitze von *Lupinus angustifolius*. Der Kern ist im Ruhezustande. Ok. V. Obj. $^1/_{12}$ Ölimmersion von Leitz.

„ 2. Eine Periblemzelle in der Mytose, sonst wie in der Figur 1.

„ 3. Wie in der Figur 2. Nukleolus ist vakuolisiert und hat eine noch unregelmäßigere Form bekommen.

„ 4. Ein weiteres Stadium der Vakuolisierung vom Nukleolus, welcher in vier Enden ausgezogen ist, sonst wie in der Figur 3.

„ 5. Eine Periblemzelle in der Mytose; beide Tochterkerne zeigen die Vereinigung der chromatischen Massen. Ok. V. Obj. $^1/_{12}$. L.

„ 6. Wie in der Figur 5, nur ist die Vereinigung der chromatischen Massen weiter fortgeschritten.

„ 7. Eine Periblemzelle aus dem Längsschnitte einer Wurzelspitze von *Allium cepa*. Der Zellkern ist im Ruhestadium. Ok. V. Obj. $^1/_{12}$. L.

„ 8. Eine Periblemzelle in der Mytose. Die Chromosome sind differenziert, und die Polkappe gebildet. Ok. IV. Obj. 0,30 Ölimmersion. Zeiß.

„ 9. Wie in der Figur 8, nur ist die Spindelbildung vollendet; der Zellkern befindet sich in der Metaphose.

„ 10. Eine Periblemzelle in der Teilung und mit zwei Tochterkernen. Die Zellplatte ist gebildet. Ok. III. Obj. $^1/_{12}$. L.

Zur Frage über den Einfluss des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze.

Von

A. Löwschin.

(Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität zu Kiew.)

Mit Tafel VI bis VIII.

Die Atmung der Pflanzenorganismen wird bekanntlich durch den Wechsel von Beleuchtung und Dunkelheit nicht sehr wesentlich beeinflußt. Immerhin konnte man häufig im Lichte eine Verlangsamung der Atmung beobachten.

Aber im Jahre 1899 fand Kolkwitz[1]), daß das Licht bei den niederen Pilzen und Bakterien unabhängig von dem morphologischen Zustand der Kultur und von ihrer Nahrung eine anfangs an 10% betragende Beschleunigung der Atmung hervorbringt. Seine Ergebnisse stehen im Widerspruch mit den bis dahin bekannten kritischen Untersuchungen auf diesem Gebiete. Kolkwitz erklärt dies sehr einfach folgendermaßen: „Die Forscher“ — schreibt er[2]) — „welche vor mir den gleichen Gegenstand behandelt haben, vermochten nicht ganz die Schwierigkeiten zu überwinden, welche ihnen vor allem das Konstanthalten der Temperatur verursachte. Es darf darum auch nicht sehr überraschen, daß ich durch Verfeinerung der Methode zu wesentlich anderen Ergebnissen gekommen bin.“

Später (1902) hat Maximow[3]) durch die Versuche mit *Aspergillus niger* und *Mucor stolonifer*, wobei er auch für eine gute Temperaturkonstanz des umgebenden Mediums sorgte, die Beobachtungen von Kolkwitz teilweise bestätigt und ist zu analogen Ergebnissen gekommen. Er scheint auch einerlei Meinung mit ihm bezüglich der Ursache des eben gezeigten Widerspruches zu sein.

---

[1]) Kolkwitz, R., Über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII. H. 1. S. 128.)

[2]) l. c. S. 129.

[3]) Maximow, N. A., Über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze. (Centralblatt für Bakteriologie usw. Abt. II. Band IX. 1902. No. 6—7. S. 193.)

Aber es gibt noch eine Möglichkeit, welche die beiden Autoren offenbar für unzulässig hielten, und zwar, daß bei ihren eigenen Versuchen die aktinische Erwärmung der Kulturen eine Rolle spielte. Diese Voraussetzung widerspricht freilich ihren Behauptungen. Doch hoffe ich zu zeigen, daß sie vieles für sich hat.

In der Tat benutzten sie zum Beleuchten das starke, oft dazu noch mittels konkaver Reflektoren kondensierte elektrische Licht. — Maximow setzte sogar die Kulturen den direkten Sonnenstrahlen in einigen Versuchen aus. — Dieses Licht verursachte manchmal bei ihren Versuchen, trotz der angewandten Temperaturregulierungsvorrichtungen und Rührwerke, eine so starke Erwärmung des das Kulturgefäß umgebenden Wassers, daß die Forscher persönlich eingreifen mußten, damit die unerwünschte Temperaturerhöhung vermieden wurde. „Nur wenn" — schreibt Kolkwitz[1]) — „das die Kultur bescheinende Bogenlicht durch eine ganz schwach konische, innen mit dünner Nickelschicht belegte Papphülse recht wirksam gesammelt wurde, konnten die an der spiegelblanken Nickelfläche reflektierten Wärmestrahlen so stark erwärmen, daß die Temperatur zu sehr stieg. In diesem Falle mußte darauf Acht gegeben werden, daß der Regulator nicht unbeabsichtigt außer Funktion gesetzt wurde".

Bei Maximow[2]) findet man folgende nicht weniger interessanten Worte: „Übrigens mußte, um übermäßige Erhöhung der Temperatur zu vermeiden, die Gasflamme unter dem Kessel D[3]) hin und wieder ausgelöscht werden (bei einiger Gewöhnung konnte im Voraus bestimmt werden, um wieviel die Temperatur im Kessel D herabgesetzt werden mußte, um den Einfluß der Strahlenwärme im Gefäß E auszugleichen); ausnahmsweise mußte kaltes oder heißes Wasser in das Gefäß E hinzugegossen werden."

Mit Hilfe solcher Manipulationen gelang es freilich dem Forscher, unerwünschte Temperaturschwankungen des umgebenden Mediums zu beseitigen.

Aber es liegt nun nahe, zu fragen, ob auch Temperaturschwankungen der Kultur selbst damit unmöglich wurden? Ob ihre Temperatur wirklich stets konstant blieb und keine nennenswerte Steigerung im Lichte aufwies?

Auf diese wichtigen Fragen hat ebenso gut Kolkwitz wie Maximow keine befriedigende Antwort, denn sie maßen nur die Temperatur des Mediums und zogen daraus die Schlüsse über die der Kulturen, während viele Umstände, welche die Entstehung von Temperaturdifferenzen zwischen dem Medium und Organismus fördern könnten, bei ihren Versuchen vorhanden waren, wie das starke Licht, große, nicht selten dazu noch dunkelgefärbte, beschienene Flächen der Kulturen, ihre verhältnismäßig kleinen Massen und endlich ihre oberflächliche Lage auf den Nährflüssigkeiten, ihre

[1]) l. c. S. 144.

[2]) l. c. S. 201.

[3]) Der Kessel D wurde mit einem Thermoregulator versehen und diente zum Konstanthalten der Temperatur des Wasserstromes, der weiter das Gefäß E durchfloß, worin das Kulturgefäß sich befand.

Berührung also mit einem so schlechten Wärmeleiter, wie die Luft.

Kolkwitz sah offenbar diese Möglichkeit nicht voraus, indem er ohne weiteres schlechthin annahm, daß „Pilzkultur und durchströmende Luft stets die gleiche und konstante Temperatur hatten.“[1])

Was Maximow betrifft, so war er scharfsichtiger. „Im . . . Wasserbehälter“ — lesen wir l. c. S. 200 — „befand sich das Kulturgefäß und ein empfindliches Thermometer . . . . Das Reservoir dieses Thermometers war nie dem Einflusse des direkten Sonnenlichtes ausgesetzt, sondern blieb stets verdeckt, da widrigenfalls das Quecksilber leicht über die Temperatur des umgebenden Elements hinaus sich erwärmen könnte . . .“

Daß dasselbe auch der Pilzkultur selbst passieren könnte, daran dachte er gar nicht, und suchte daher durch parallele Kontrollversuche im Dunkeln sich nur davon zu überzeugen, daß Temperaturschwankungen des umgebenden Wassers, „welche beim Wechsel von Dunkelheit und Licht dennoch stattfinden könnten, keinerlei Einfluß auf die Atmung der Pilze ausüben“.[2])

So ließen sich die beiden Forscher in solch einer wichtigen Frage, wie die über das Temperaturverhalten der Kulturen im Lichte, durch die Annahme leiten, daß die Pilztemperatur stets mit der des umgebenden Mediums zusammenfallen müßte.

In der Wirklichkeit aber verhält sich dies häufig ganz anders.

Im Frühling 1904 habe ich auf Rat von Herrn Professor Dr. K. A. Purijewitsch, dem ich auch für seine zahlreichen wertvollen Anweisungen zu bestem Dank verpflichtet bin, eine Untersuchung über den Einfluß des Lichtes auf die Atmung der niederen Pilze unternommen.[3]) Ich stellte Versuche mit ähnlichen Pilzkulturen an, wie Kolkwitz und Maximow, und konnte nicht selten beträchtliche Temperaturdifferenzen zwischen der Kultur und dem Medium beobachten, die im diffusen Tageslichte bis zu 0,7° C.[4]) erreichten.

Ich sehe nicht, was für ein Umstand bei den Versuchen der zitierten Autoren die Entstehung ähnlicher Temperaturdifferenzen verhindern könnte, und halte darum ihre Interpretation der ohne Zweifel richtig beobachteten Erscheinungen für eine schwach begründete.

I.

Im Folgenden ist Allgemeines über die Versuchsobjekte, die angewandte Methode etc. möglichst kurz gefaßt. Näheres findet man bei der Beschreibung der einzelnen Versuche und ihrer Resultate.

Versuchsobjekte. Reine Kulturen von *Aspergillus niger*, *Cladosporium herbarum* Link, *Oidium lactis* und *Penicillium* sp.

[1]) l. c. S. 140.

[2]) l. c. S. 201.

[3]) Verschiedenen Umständen zufolge konnte ich nur einen vorläufigen Teil der Arbeit ausführen.

[4]) Man wird sehen, daß diese Zahl keineswegs den Maximalwert der etwaigen Temperaturdifferenzen gibt.

Nährboden. Am meisten durchsichtige, feste Nährgelatine von verschiedener Zusammensetzung, nämlich:

	(a)	(b)
Wasser	1 L.	1 L.
Gelatine	100 gr	100 gr
Rohrzucker	100 „	100 „
Pepton Witte	20 „	10 „
Ammoniumnitrat	1 „	2,7 „
Kaliumphosphat	2 „	0,7 „
Magniumsulfat	0,4 „	0,3 „

Manchmal wurde auch mit Gelatine zu Gallerte gewordene Raulin'sche Lösung gebraucht. Diese Sorten der Nährgelatine werden bei der Beschreibung der einzelnen Versuche kurz bezeichnet als *a*-, *b*- oder R. L.-Gelatine. In einigen Versuchen wurde Raulin'sche Lösung allein benützt.

Co_2-Bestimmung. Ich bestimmte nur die Mengen der während streng gemessener Zeitintervalle ausgeatmeten Kohlensäure, nach der Pettenkofer'schen Methode. Zur Reinigung der durchströmenden Luft dienten eine mit Watte und drei mit Natronkalk gefüllte U-förmige Röhren und eine Drechsel'sche Kontrollflasche mit Barytlösung. Die Pettenkofer'schen Absorptionsröhren enthielten immer 100 cbcm Barytlösung, die nachher in hermetisch zu verstopfende Flaschen abgelassen wurde. Hinter diesen Röhren wurde noch eine Drechsel'sche Kontrollflasche mit Barytlösung eingeschaltet.

Zum Titrieren diente die Oxalsäurelösung, von welcher 1 cbcm einem mgr ausgeatmeter Kohlensäure entsprach. Die Baryt- und Oxalsäurelösungen verhielten sich zu einander wie 20 : 41,75 und 20 : 41,6, wobei Phenolphtalein als Indikator diente.

Zur Bestimmung der absorbierten Kohlensäure wurden 20 cbcm von der Absorbtionslösung vermittelst einer mit einem evakuierten Gefäße verbundenen Pipette genommen. Jede Bestimmung wurde zwei- bis dreimal ausgeführt. Die angewandten Büretten gestatteten ein bis auf 0,05 cbcm genaues Ablesen.

Luftstrom. Zum Durchdrücken der Luft dienten große, nach dem Mariotte'schen Prinzip von mir selbst konstruierte Druckflaschen (Taf. VIII, Fig. 1), die einen konstanten und bequem regulierbaren Luftstrom erzeugten. Durch zwei Glashähne und einen Quetschhahn wurde der Luftstrom nach Wunsch in eine von vier Absorptions- oder in (fünfte mit Wasser gefüllte) eine Ventilationsröhre (vgl. Schema Taf. VIII, Fig. 2, *i k*) gelenkt. Die letzere diente, damit keine Änderung der Luftstromgeschwindigkeit während des Versuches auch dann stattfände, wenn keine Co_2-Absorption ausgeführt wurde. Die mit einer Gasuhr gemessene Luftstromgeschwindigkeit schwankte bei einzelnen Versuchen von 3 bis auf 5 L. pro Stunde, am meisten betrug sie 4,25—4,5 L.

Vor Versuchsbeginn fand immer eine vorläufige Ventilation während 1—2 Stunden mit ca. 10 L., resp. 20 L. kohlensäurefreier Luft statt.

Kulturgefäß. Ich bediente mich Roux's Kolben von ca. 400 cbcm Inhalt, die mit ca. 250 cbcm Nährsubstanz gefüllt wurden. Die Mycelfläche in solch einem Kolben betrug an 160 qcm. Durch einen seitlichen Fortsatz jedes Kolben wurde eine von mir selbst speziell gemachte, nach außen gebogene, dünne Glasröhre (Taf. VIII, Fig. 3*a*) mit Mündung von ca 0,5 mm hineingeführt, wodurch die Luft in den Kolben einströmte. Die Ausströmung geschah durch eine breitere Glasröhre (Taf. VIII, Fig. 3*b*), deren Mündung von ca. 3 mm in der Mitte des Atemraumes sich befand, und die durch den Kolbenhals durchging. Die beschriebene Einrichtung des Kulturgefäßes entsprach dem Zwecke gut, wie vorläufige Versuche mit Salmiaknebel gezeigt hatten.

Ein anderer Fortsatz jedes Kolben diente zu ihrer Füllung. Ein unten durch Gummipfropfen hineingehendes Röhrchen gestattete, auf Wunsch flüssige Nährlösungen zu wechseln.

Temperatur. Alle Versuche wurden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur ausgeführt.

Ich maß durch zwei vorher verglichene, bis auf 0,05° C. genau ablesbare Thermometer nicht nur die Temperatur des umgebenden Mediums, sondern auch die der Pilzkulturen. Zu diesem Zweck wurde ein Thermometer von unten durch den Kolbenhals hineingeführt und berührte somit die niedere Seite des Pilzmycels. Leider standen zu meiner Verfügung bloß gewöhnliche Thermometer mit zylindrischen Reservoiren. Man soll dies bei Würdigung meiner Angaben betreffs der Temperatur der Pilze in Betracht nehmen.

Das andere Thermometer befand sich neben dem Kulturgefäß und wurde bei Beleuchtung der Wirkung des Lichtes ausgesetzt.

Der Temperaturkonstanz halber tauchte ich das Kulturgefäß in ein großes, würfelähnliches Glasaquarium, das ca. 64 L. destillierten Wassers enthielt. Darin befand sich auch ein Schlangenrohr von ca. 8 Meter Länge, das aus einzelnen Glasröhren von 3 mm Innenweite zusammengesetzt worden war und zum Konstanthalten der Temperatur der in das Kulturgefäß einströmenden Luft diente.

Beleuchtung. Ich benutzte ausschließlich das diffuse Tageslicht.

Das Aquarium mit dem Kulturgefäß wurde zu diesem Zwecke an ein östliches Fenster gestellt, und die Versuche wurden erst dann begonnen, wenn kein direkter Sonnenstrahl mehr ins Fenster drang. Das Kulturgefäß wurde dabei so befestigt, daß das Pilzmycel in senkrechter Fläche lag und gleichmäßig beschienen wurde.

Zwischen dem Gefäß und der Glaswand des Aquariums befand sich eine ca. 8 cm dicke Wasserschicht.

Die Verdunklung wurde mittels eines schwarzen, passend gemachten Kartonmantels erreicht.

Jede Abweichung von der beschriebenen Versuchsanordnung ist an der betreffenden Stelle angegeben.

II.

Ich beschreibe hier die Versuche ohne die chronologische Reihenfolge, indem ich dabei diejenigen auslasse, die nach ihrer Anordnung und ihren Resultaten einen von den mitzuteilenden wiederholten und somit nichts neues dargeboten haben.

In den unten angegebenen Tabellen bedeutet: t°i = Anfangstemperatur der bezüglichen Pilzkultur; t°a = Anfangstemperatur des umgebenden Wassers; $\triangle$ ti°, resp. $\triangle$ ta° = Temperaturzuwachs, sodaß die Summe ti° + $\triangle$ ti°, resp. ta° + $\triangle$ t°a die im entsprechenden Versuchsmoment beobachtete Temperatur in Grad Celsius gibt. Das Übrige versteht sich von selbst.

Die beigefügten Diagramme (Taf. VI u. VII) stellen synoptisch die beobachteten Erscheinungen dar.

1. Versuch. Diagramm 1: 25. März 1904. Starkes Tageslicht. *Cladosporium herbarum* Link, eine 6 Tage alte, dunkel gefärbte, ziemlich kompakte, aber noch wachsende Kultur auf a-Gelatine. 4 erste Co_2-Mengen für $^1/_2$stündige, 3 letztere für $^1/_4$stündige Zeitintervalle. Versuchsdauer: 11^{30}—3^{21}. Luftstromgeschwindigkeit: c. 4,5 L pro Stunde.

ti° = 19,9° C.[1]) ta° = 19,7° C.

№	Co_2 in mgr	$\triangle$ ti°	$\triangle$ ta°	Temperaturdifferenz.
1 D.	21,75	—	—	0,2°
2 L.	23,25	0,7	0,2	0,7°
3 D.	22,75	0,4	0,3	0,3°
4 L.	23,75	0,9	0,5	0,6°
5 D.	11,75 } 23,5	—	—	—
6 D.	11,75 }			
7 D.	11,85	0,6	0,5	0,3°

Von besonderem Interesse sind die Zahlen der letzten Kolumne. Man sieht, daß auch im diffusen Tageslichte, das dazu noch drei Glasplatten (Fensterscheibe, Aquariums- und Kulturgefäßwand) und eine ca. 8 cm dicke Wasserschicht durchstrahlt hat, beträchtliche Temperaturdifferenzen zwischen der Kultur und Umgebung entstehen. Dabei ist zu beachten, daß die Luft mit der Geschwindigkeit von 4,5 L. pro Stunde über die Kultur strömte.

2. Versuch. Diagramm 2: 26. März 1904. Starkes Tageslicht. *Cladosporium herbarum* Link; dieselbe Kultur, wie im vorstehenden Versuch. Die Co_2-Mengen für $^1/_2$stündige Zeitintervalle. Versuchsdauer: 11^{40}—2^{55}. Luftstromgeschwindigkeit: ca. 5 L. pro Stunde. Das äußere Thermometer wurde etwas weiter vom Kulturgefäß entfernt.

[1]) Zwischen dem Mycel und Ende des Thermometers lag leider eine ca. 2 mm dicke Gelatineschicht.

ti° = 19,5° C.[1]) ta° = 19,4° C.

	Co_2 in mgr	△ ti°	△ ta°	Temperaturdifferenz.
1 D.	21,75	—	—	0,1°
2 L.	22,75	0,7	0,2	0,6°
3 L.	22,5	0,9	0,3	0,7°
4 D.	22,25	0,45	0,3	0,25°

Hier sieht man auch die beträchtliche Steigerung der Temperatur des Pilzes im Lichte.

Es fragte sich, ob diese Steigerung von einer durch das Licht bewirkten physikalischen Erwärmung der Kultur herrührte oder darin eine physiologisch-chemische Lichtwirkung beobachtet wurde.

Um dies zu beantworten, wurden die Beobachtungen über die Temperatur wiederholt, nachdem die Pilzkultur durch Dampfsterilisation getötet worden war. Da aber die Dampfsterilisation zugleich auch die Gelatine verflüssigt und undurchsichtig gemacht hatte, so war es notwendig, eine Versuchsmodifikation einzuführen. Das Pilzmycel wurde daher herausgenommen und zerschnitten, mit einem Streifen wurde das Reservoir eines Thermometers umwickelt, dann in einer leeren Eprouvette durch einen Pfropfen befestigt und so in einen mit destilliertem Wasser gefüllten, breiten Glaszylinder eingetaucht. Das andere Thermometer befand sich daneben bloß im Wasser. Zwischen der Zylinderwand und den Thermometern lag eine ca. 5 cm dicke Wasserschicht. Die Beobachtungen wurden an demselben Fenster ausgeführt.

3. Versuch. Diagramm 3: *Cladosporium herbarum* Link. Das getötete Mycel, das vor dem Versuch in einer Formalinlösung bewahrt wurde. Starkes Tageslicht.

ti° = 28,2° C. ta° = 28,2° C.

	△ ti°	△ ta°	Temperaturdifferenz.
12^{45} belichtet	—	—	0°
12^{47} L.	0,4	0,1	0,3°
12^{50} L.	0,6	0,1	0,5°
12^{57} L.	0,8	0,1	0,7°
1 L.	0,8	0,1	0,7°
1^{01} verdunkelt	—	—	—
1^{02} D.	0,3	0	0,3°
1^{06} D.	0	— 0,05	0,05°
1^{11} D.	— 0,1	— 0,1	0
1^{12} belichtet	—	—	—
1^{13} L.	0,1	— 0,05	0,15°

u. s. w.

[1]) Zwischen dem Mycel und Ende des Thermometers lag leider eine ca. 2 mm dicke Gelatineschicht.

Den gesamten Verlauf des Versuches gibt das Diagramm 3 an.

Die Temperatur auch des toten Pilzes stieg beträchtlich im Lichte und erreichte in zwölf Minuten nach der Beleuchtung ihr Maximum. Die Zuwachse der äußeren Temperatur im Lichte waren viel kleiner. Man bemerkt dabei, daß sie auch kleiner als die in den Versuchen 1 und 2 ausfielen. Es erklärt sich daraus, daß die Masse der nahe bei dem äußeren Thermometer liegenden erwärmten Substanz in diesem Falle unbeträchtlich war und somit schwächer beeinflußte. Diese Tatsache deckt die Hauptursache der in den Versuchen 1 und 2 beobachteten Steigerung der Temperatur des umgebenden Wassers im Lichte auf.

Man sieht nun klar, wie unvorsichtig es wäre, nach dem äußeren Thermometer die Temperatur der bezüglichen Kultur zu beurteilen.

Ich wiederholte u. a. den Versuch 3 im direkten Sonnenlichte. Die Temperatur des toten Mycels stieg dabei in 10 Minuten nach der Beleuchtung um 4° C und die Divergenz der Temperatur erreichte bis zu 3° C.

4. Versuch. Diagramm 4: 10. April 1904. Starkes Tageslicht. *Penicillium* sp., eine 7 Tage alte, gut entwickelte Kultur auf b-Gelatine. Verflüssigung der Gelatine unbemerkbar. Die Co_2-Mengen für $^1/_4$stündige Zeitintervalle. Versuchsdauer: 1^{10}—4^{02}. Luftstromgeschwindigkeit: ca 4 L. pro Stunde.

ti° = 18,75° C. ta° = 18,3° C.

	Co_2 in mgr	$\triangle$ ti°	$\triangle$ ta°	Temperaturdifferenz.
1. D.	10,5	—	—	0,45°
2. D.	10,25	— 0,05	0,1	0,3°
3. L.	10,5	0,35	0,2	0,6°
4. L.	10,5	0,45	0,3	0,6°
5. D.	11	0,25	0,3	0,4°
6. D.	11,1	0,15	0,3	0,3°
7. D.	11,25	0,15	0,3	0,3°

Keine Beschleunigung der Atmung im Lichte trotz der Steigerung der Temperatur.

5. Versuch. Diagramm 5: 11. April 1904. Starkes Tageslicht. *Penicillium* sp. Dieselbe Kultur wie in dem Versuch 4. Verflüssigung der Gelatine wohl bemerkbar. Die Co_2-Mengen für Zeitintervalle von 25 Minuten. Versuchsdauer: 12^{21}—3^{40}. Luftstromgeschwindigkeit: ca 4,25 L. pro Stunde.

ti° = 19,5° C. ta° = 19,4° C.

	Co_2 in mgr	△ ti°	△ ta°	Temperaturdifferenz.
1. D.	16,75	—	—	0,1°
2. D.	16,4	0,1	0	0,2°
3. L.	18,25	0,7	0,2	0,6°
4. D.	19	0,4	0,2	0,3°
5. L.	19,6	0,85	0,3	0,65°
6. D.	19,25	0,4	0,3	0,2°

Die Kultur scheint während des Versuches zu wachsen. Es mag sein, daß die Erweckung der Wachstumstätigkeit im Zusammenhang mit der Steigerung der Temperatur im Lichte stand. Von irgend einem anderen Einfluß des Lichtes auf die Atmung kann man nichts bestimmtes aussagen. Es ist dies übrigens immer der Fall, wenn man ähnliche Versuche mit rasch wachsenden Kulturen anstellt.

6. Versuch. Diagramm 6: 4. April 1904. Etwas geschwächtes Tageslicht (der Himmel hatte sich bezogen).

Aspergillus niger, 5 Tage alte, noch weiße, auf R. L.-Gelatine langsam wachsende Kultur. Die Co_2-Mengen für 1/4 stündige Zeitintervalle. Versuchsdauer: 12⁴⁵—4. Luftstromgeschwindigkeit ca. 4 L. pro Stunde.

ti° = 20,2° C. ta° = 19,9° C.[1])

	Co_2 in mgr	△ ti°	△ ta°	Temperaturdifferenz.
1. D.	20,75	—	—	—
2. D.	21,5	0	0	0,3°
3. L.	21,65	0,15	0	0,45°
4. L.	21,75	0,2	0	0,5°
5. L.	21,75	0,2	— 0,05	0,55°
6. D.	21,25	—	—	—
7. D.	20,75	—	—	—
8. D.	20,25	— 0,1	— 0,1	0,3°

Keine Beschleunigung der Atmung im Lichte.

7. Versuch. 5. März 1904. Starkes Tageslicht. *Oidium lactis,* eine 12 Tage alte, weiße Kultur auf a-Gelatine mit 3% Rohrzucker. Die Co_2-Mengen für 1/2 stündige Zeitintervalle. Versuchsdauer: 12^{40}—3^{03}. Luftstromgeschwindigkeit: ca. 4,52 pro Stunde. ti° = 19° C. ta° = 18,9° C. während des Versuches ganz unverändert.

1. D. 7 mgr Co_2.	3. D. 6,25 mgr Co_2.
2. L. 6,5 „ „	4. L. 6,25 „ „

Keine Beschleunigung der Atmung im Lichte.

[1]) Die Zahlen beziehen sich auf die Temperatur am Ende der zweiten Co_2-Bestimmung.

8. Versuch. Diagramm 7: 18. März 1904. Starkes Tageslicht. *Oidium lactis.* 5 tägige Kultur. Hier wurde ein großer Roux's-Kolben mit ca. 314 qcm Bodenfläche verwendet. Inhalt des Atemraumes war ca. 400 cbcm. Deshalb Luftstromgeschwindigkeit: ca. 6 L. pro Stunde. Versuchsdauer: 11^{10}—2^{30}. Die Co^2-Mengen für Zeitintervalle von 25 Minuten.

ti° = 17,4° C. ta° = 17,1° C.

	Co_2 in mgr	△ ti°	△ ta°	Temperaturdifferenz.
1. D.	11,2	0	0	0,3°
2. L.	8,6	0,1	0,1	0,3°
3. D.	9	—	—	—
4. L.	7,9	0,3	0,3	0,3°
5. D.	8,3	—	—	—
6. L.	8,1	0,3	0,3	0,3°

Keine Beschleunigung der Atmung im Lichte, vielmehr umgekehrt.

Ich habe sechs Versuche mit *Oidium lactis* angestellt und niemals eine Beschleunigung der Atmung im Lichte beobachtet.

9. Versuch. Diagramm 8: 28. Mai 1904. Starkes Tageslicht, aber der Versuchsapparat wurde in der Mitte des Zimmers im Abstand von ca. 3 Meter vom Fenster aufgestellt und die Pilzkultur von oben mittels eines flachen Spiegels beschienen. Über dem Kulturgefäß stand eine ca. 4 cm hohe Wasserschicht.

Aspergillus niger. Die Kultur auf Raulin'scher Lösung war drei Tage alt, noch weiß, aber ziemlich kompakt. Versuchsdauer: 11^{02}—1^{28}. Luftstromgeschwindigkeit: 2 L.[1]) pro Stunde. Die Temperatur des Pilzes wurde nicht gemessen. ta° = 23° C. blieb konstant. Die Co_2-Mengen für $^1/_4$ stündige Zeitintervalle.

1. D. 30,5 mgr Co_2.			4. L. 33 mgr Co_2.	
2. D. 32,5 „ „			5. L. 31,5 „ „	
3. L. 33 „ „			6. D. 31,5 „ „	

Keine Beschleunigung der Atmung im Lichte.

Im Ganzen habe ich 22 Versuche ausgeführt, und niemals konnte ich eine regelmäßige Beschleunigung der Atmung im Lichte beobachten, die ohne Zusammenhang mit der aktinischen Erwärmung der Kultur stände.

[1]) Es war der einzige Versuch, im Verlauf dessen die Luftstromgeschwindigkeit so klein war.

Figuren-Erklärung (Taf. VIII).

Fig. 1. Druckflaschen zur Erzeugung des Luftstroms. *a* Mariott'sche Röhre; *b* Syphon; *c* Hahn zur Regulierung des Wasserstroms. Das Pfeilchen zeigt die Richtung des Luftstroms.

Fig. 2. Schema der Anordnung des Versuchsapparats. *a* die Druckflaschen; *b* U-Röhren zur Reinigung der durchströmenden Luft; *c* Drechsel'sche Kontrolflasche mit Barytlösung; *d* Schlangenrohr; *e* Kulturgefäß; *f* äußeres Thermometer; *g* Aquariumwand; *h* Glashahn zur Regulierung der Luftstromgeschwindigkeit; *i* Pettenkofer'sche Absorptionsröhren; *k* Ventilationsröhre; *l* Gasuhr.

Fig. 3. Kulturgefäß. Die Pfeilchen zeigen die Richtung des Luftstromes. *a* Zuführungs-, *b* Ausführungsröhre; *c* inneres Thermometer; *d* Pilzmycel.

Zur Abwehr.

Aus Anlaß eines von mir im „Botanischen Centralblatt" erstatteten Referates hat mich Herr M. Britzelmayr in den „Mitteilungen der Bayerischen Botanischen Gesellschaft" heftig angegriffen. Ich habe in derselben Zeitschrift*) auf diese Angriffe erwidert und dieselben entschieden zurückgewiesen.

Ich hätte nun erwartet, daß Herr Britzelmayr — es wurde dies in Aussicht gestellt — den Versuch machen werde, seinen Standpunkt wissenschaftlich zu begründen und seine Vertrautheit mit den Bestrebungen moderner Systematik darzulegen. Das tat er allerdings nicht. Dafür hängt er seiner neuesten lichenologischen Arbeit**) ein Kapitel an, welches in gehässigem Tone alle Unterstellungen, Verdrehungen, Verdächtigungen und geschmacklosen Vergleiche wiederholt. Auf den angeschlagenen Ton, welcher der Würde der Wissenschaft nicht entspricht, gehe ich nicht ein; ich begnüge mich damit, unter Hinweis auf meine erste Erwiderung, die unbegründeten Anwürfe neuerdings entschieden zurückzuweisen.

Die Polemik Britzelmayrs enthält ein einziges sachliches Moment, das Bekenntnis, daß er Individuen beschreibe. Dieses Geständnis ist bemerkenswert, es zeigt, daß ich die lichenologischen Arbeiten Britzelmayrs früher doch noch zu hoch einschätzte, und es liefert den Beweis, daß meine Kritik berechtigt war. Bei polymorphen Arten Individuen zu beschreiben und zu benennen, ist eine müßige Spielerei, aus welcher der Wissenschaft keinerlei Gewinn erwächst. Gegen ein derartiges, die Ziele der modernen Systematik völlig ignorierendes Gebaren mußte Einspruch erhoben werden, und das tat ich. Damit glaube ich den Streit auch in sachlicher Beziehung erledigt zu haben. Wünscht Herr Britzelmayr dennoch in ruhiger Weise, unter Ausschaltung persönlicher Angriffe, die Sache weiter zu verfolgen, so werde ich einer Auseinandersetzung nicht aus dem Wege gehen. Auf Anrempelungen jedoch reagiere ich in der Zukunft nicht mehr.

Wien, am 11. September 1907.

Kustos Dr. **A. Zahlbruckner,**
Wien I, Burgring, Naturhistorisches Hofmuseum

*) Band II, S. 63.
**) Diese Zeitschrift, Band XXIII.

Über die Reversibilität der Enzymwirkungen und den Einfluß äußerer Faktoren auf die Enzyme (Invertase, Maltase).

Von

F. G. Kohl, Marburg.

Überall in den Pflanzen treffen wir die Saccharose in variablem Verhältnisse von reduzierenden Zuckern begleitet an; meist sind letztere in der Art miteinander vereinigt, wie im Invertzucker. Man war natürlich ebenso berechtigt, diesen Invertzucker als Residuum einer natürlichen Rohrzuckersynthese anzusprechen, als in ihm das Produkt eines partiellen hydrolytischen Abbaues der Saccharose zu erblicken. Die zweite dieser Annahmen wurde hinreichend durch unsere Kenntnisse über die hydrolytische Spaltung des Rohrzuckers, die man durch Einwirkung von Säuren, Enzymen etc. auch außerhalb des Organismus sich abspielen lassen konnte, gestützt; die erste Annahme dagegen war zunächst rein spekulativer Natur. Die Synthese des Rohrzuckers, die Vereinigung von Glukose und Laevulose extra cellulam war noch nicht gelungen, alle dahinzielenden Versuche hatten im Gegenteil negative Resultate ergeben und es schien der lebenden Zelle die Fähigkeit vorbehalten zu sein, die beiden Komponenten des Invertzuckers zum Saccharose-Molekül vereinigen zu können. Wenn Grüß (1898) bei Ernährung von Gerstenembryonen mit 4 % Glukoselösung in den Zellen der Keimpflänzchen Saccharose sich bilden sah, so wurde auch durch diese Beobachtung zunächst nichts anderes erwiesen, als daß lebendes Protoplasma aus der dargebotenen Hexose Rohrzucker zu bilden vermag. Erst als die Enzyme als hydrolisierende Katalysatoren erkannt waren, mußte man mit der Möglichkeit rechnen, daß dieselben sowohl in der Zelle als auch außerhalb derselben gelegentlich in reversem Sinne, d. h. synthetisch zu arbeiten imstande sind.

Die sogenannte „Unvollständigkeit“ mancher Reaktionen, d. h. die Tatsache, daß manche Reaktionen trotz des Vorhandenseins der zur Reaktion nötigen Substanzen und trotz günstiger Außenverhältnisse nicht zu Ende geführt werden, sondern vielmehr vor dem Abschluß aufhören, war den Chemikern längst bekannt. Auch die

Enzymhydrolysen sah man häufig nicht zu Ende geführt. Man war nunmehr vor die Aufgabe gestellt, nach einer Erklärung für diese „Unvollständigkeit der Enzymwirkungen" zu suchen. Nach der Ansicht der einen (Tammann, 1892 etc.) sollte die Hydrolyse dadurch zum Stillstande kommen, daß die sich anreichernden Spaltungsprodukte die Enzyme in eine unwirksame Modifikation überführen, nach der Ansicht der anderen (Hill u. A.) dagegen dadurch, daß die Enzyme nach zwei entgegengesetzten Richtungen zu arbeiten imstande sind, und daß der scheinbare Stillstand in der Reaktion eintritt, wenn die hydrolytische Spaltung der enzymatischen Synthese das Gleichgewicht hält. Die Enzyme würden sich nach dieser Auffassung ähnlich verhalten wie die Säure bei der Esterbildung; unter ihrem Einflusse bildet sich unter Wasserabspaltung der Ester, den sie weiter unter Wasseraddition in Alkohol zurückverwandelt. Auch hier tritt Gleichgewicht, Stillstand ein, wenn der eine Teil der Reaktion, die Esterbildung, sich mit derselben Geschwindigkeit vollzieht wie der entgegengesetzte, die Esterspaltung[1]). Es galt nunmehr, die Existenz einer derartigen rückläufigen Bewegung im Verlaufe der Enzymwirkung experimentell zu beweisen. Daß dazu der Beweis eines Stillstandes der Enzymhydrolyse nicht genügt, ist nach dem Gesagten ohne Weiteres klar, da der Stillstand auch Folge einer Enzymzerstörung sein kann. Es mußte vielmehr darauf ankommen, durch genauen Verfolg des Prozesses Vor- und Rückwärtsschwankungen zu konstatieren oder die Bedingungen so zu gestalten, daß überhaupt zunächst nur die rückläufige Bewegung eintreten konnte. Endlich war es notwendig, die chemische Natur des Produktes der Reversionstätigkeit des Enzyms festzustellen und wünschenswert, die Bedingungen kennen zu lernen, unter welchen die Reversion eintritt und fortschreitet und die Faktoren zu ermitteln, welche den Verlauf des Prozesses regulieren und beherrschen.

Croft Hill[2]) gelang es zuerst (1898) durch Hefemaltase Glukose in Maltose umzuwandeln. Emmerling[3]) fand wenige Jahre später die Amygdalin-Synthese; Kastle und Loevenhart[4]) sahen die Lipase der Tiere Fettsäureester aufbauen, Hill[5]) in einer zweiten

---

[1]) Esterbildung: 2 Alkohol + Salzsäure $\overset{\longrightarrow}{=}$ Ester + Wasser + Salzsäure.

Esterspaltung: 2 Alkohol + Salzsäure $\overset{\longleftarrow}{=}$ Ester + Wasser + Salzsäure.

$$HCl + C_2\underset{H}{H_5}O + C_2\underset{H}{H_5}O = \left.\begin{matrix}C_2H_5\\C_2H_5\end{matrix}\right\} O + HCl + H_2O.$$

[2]) Croft Hill, Journ. of the chem. Society. Vol. LXXXIII. 1898. p. 534.

[3]) Emmerling, Ber. d. chem. Gesellsch. Bd. XXXIV. 1901. p. 600. Croft Hill, ibid. p. 1380, 1384. Emmerling, ibid. p. 2206—2207.

[4]) Kastle und Loevenhart, Amer. chem. Journ. Vol. XXIV. 1900. p. 491.

[5]) Croft Hill, Proceed. of the chem. Society. Vol. LVII. 1901. p. 184. — Journ. of the chem. Soc. Transactions. 1903. 1. p. 578—98.

Untersuchung die Taka-Diastase Maltose aus Glukose bilden. 1902 wiesen Fischer und Armstrong[1]) nach, daß die Laktase Glukose und Galaktose zu Laktose vereinigt und Cremer[2]), daß Hefepreßsaft Laevulose zu Glykogen kondensiert. In der Publikation, in der Hill über die Reversibilität der Wirkung der Taka-Diastase Mitteilung macht, stellt er es als wahrscheinlich hin, daß bei der Maltosesynthese gleichzeitig eine Biose entsteht, die er als „Revertose" bezeichnet. Armstrong[3]) gelang es in einer Untersuchung, die einen wichtigen Beitrag zum Studium der reversiblen Enzymwirkungen darstellt, zu entdecken, daß die Hill'sche Revertose Isomaltose ist, welche aus der β-Glukose, die in der gewöhnlichen Glukose die α-Glukose begleitet, hervorgeht. Neuerdings haben Visser[4]) und Pantanelli[5]) versucht, die synthetische Wirkung der Invertase wahrscheinlich zu machen. Bei Visser war jedoch die Menge des entstandenen Disaccharids eine so minimale, kaum 1% nach Monaten, daß man einen sicheren Beweis für die Existenz einer Synthese in seinen Experimenten nicht erblicken kann. Auch die Versuche über die Reversionswirkung der Invertase von Pantanelli sind meiner Meinung nach hierzu unzureichend. Es hängt ihnen ein Fehler an, in den ich anfänglich bei meinen diesbezüglichen Untersuchungen ebenfalls geraten war. Er hat nämlich meines Erachtens mit zu stark sauren und alkalischen Lösungen gearbeitet. Durch Säuren sowohl als durch Alkalien werden bekanntlich Glukose und Laevulose zerstört und die Abnahme dieser Hexosen darf unter solchen Umständen nicht ohne weiteres als untrügliches Zeichen einer Reversion gedeutet werden. Es ist unerläßlich, sich bei jedem Einzelversuch oder mehrere Male in jeder Versuchsreihe durch vorgenommene Säurehydrolysierungen davon zu überzeugen, daß der Gesamtzucker (reduzierender + durch Hydrolyse reduzierend gemachter) sich nicht vermindert hat. Mit anderen Worten, es muß durch Säurehydrolyse die Existenz des nicht reduzierenden Zuckers, der Biose ev. der Saccharose quantitativ ermittelt werden. Es ist keineswegs ausreichend, aus der Differenz zwischen der Menge reduzierenden Zuckers vor und nach der Invertasewirkung die Anwesenheit von revertierter Saccharose erschließen zu wollen, denn eine solche Differenz würde auch vorhanden sein, wenn der reduzierende Zucker zum Teil zerstört worden wäre. Und eine solche partielle Zerstörung ist in den Pantanelli'schen Versuchen nicht nur nicht ausgeschlossen, sondern vielmehr sehr wahrscheinlich. Laevulose und Glukose werden, das ist erwiesen, sowohl von Säuren als auch von Alkalien angegriffen, die Laevulose bei erhöhter Temperatur leichter als die Glukose

[1]) Fischer, C. und Armstrong, E. F., Ber. d. chem. Ges. XXXV. 1902. p. 3144—3153. Armstrong, Chem. News. Vol. LXXXVI. 1902. p. 166—67.

[2]) Cremer, Ber. d. chem. Ges. Bd. XXXII. 1899. p. 2062.

[3]) Armstrong, E. F., Proceed. Royal Society. Ser. B. T. LXXVI. nº. B. 513. nov. 1905. p. 592—99.

[4]) Visser, Zeitschr. f. phys. Chem. Bd. LII. 1905. p. 257—309.

[5]) Pantanelli, E., Rendiconti della R. Accad. dei Lincei. Vol. XV. 1º sem. ser. 5a. fasc. 10º. 20 maggio. 1906.

unter Bildung von Ameisensäure, Laevulinsäure etc. Es entstehen dabei durch Alkohol fällbare Substanzen, deren Drehungsvermögen etwa nur die Hälfte von dem der Laevulose, deren Reduktionskraft sogar nur ein Drittel von der der Laevulose ausmacht. Laevulose geht bei Gegenwart von Kalk schon bei gewöhnlicher Temperatur in Saccharin, Glukosaccharin etc. über. In Berührung mit Alkalien entstehen aus Glukose ebenfalls schon bei Zimmertemperatur Mannose, Laevulose, Glutose etc., und wenn die Glukose auch verdünnten Säuren gegenüber resistenter ist als die Laevulose, so spielen sich doch sicher unter dem Einflusse von Säuren ebenfalls langsam Veränderungen ab, es entstehen Isomaltose, Dextrine etc., ganz abgesehen davon, daß gleichzeitig auch eine Reversion durch Säure, wie sie nachgewiesen ist, eine Enzymreversion vortäuschen kann. Bei dieser Lage der Dinge wird es gewagt erscheinen, aus einer Abnahme der Menge reduzierenden Zuckers auf eine Reversion desselben schließen zu wollen. Bei den grundlegenden Versuchen wird man sich vielmehr ausschließlich neutraler Lösungen bedienen müssen. Unter Berücksichtigung dieser Vorsichtsmaßregeln ist es mir bei meinen seit längerer Zeit betriebenen Studien über die Hefeenzyme, die ich im chemisch-biologischen Laboratorium des Institut Pasteur zu Paris fortzusetzen Gelegenheit hatte, gelungen, die Reversion der Invertasewirkung, mit anderen Worten die Saccharosesynthese, durch Hefeinvertase aufzufinden. Ausführlich werde ich über meine diesbezüglichen Arbeiten an anderer Stelle unter Beibringung eines reichen Zahlenmateriales berichten, hier sei nur ein Teil meiner Resultate in Kürze und unter ausdrücklichem Hinweis auf den ausführlichen Bericht mitgeteilt.

Ich benutze mit Freuden die Gelegenheit, den Herren, welchen ich die Aufnahme in das weltberühmte Institut und die denkbar liberalste Gewährung aller zu meinen Untersuchungen erforderlichen Hülfsmittel verdanke, in erster Linie den Herren Roux und Metchnikoff, sowie dem Leiter des chemisch-biologischen Laboratoriums, Herrn G. Bertrand, der mich mit seinem wertvollen Rate bei meinen speziellen Untersuchungen in liebenswürdigster Weise unterstützte, meinen verbindlichsten Dank zum Ausdruck zu bringen.

In geeigneter Weise[1]) hergestellte Hefeextrakte wurden auf ihren Enzymgehalt genau untersucht und von ihnen diejenigen be-

[1]) Die Invertase-Auszüge aus der Hefe wurden nach zwei verschiedenen Methoden gewonnen. I. Ein Teil Hefe wird in zwei Teilen Glyzerin verteilt, zwei bis drei Tage unter öfterem Umschütteln digeriert und durch Papier und sodann durch Porzellan filtriert: Glyzerinextrakt (α). II. Ein Teil Hefe wird in der 4—5fachen Menge Alkohols $^1/_2$—1 Stunde belassen, filtriert, und diese Behandlung 2—3 mal wiederholt. Dann wird die Hefe abgepreßt und rasch an der Luft getrocknet. Das erhaltene Hefepulver wird in der 5—10fachen Menge Chloroformwasser mit $^4/_2$ % Guajacol während 1—2 Stunden verteilt gelassen und dann durch Papier und Chamberlandkerzen filtriert: Chloroformwasserextrakt (β). Die beiden Extrakte enthalten in verschiedener Menge Amylase, Inulase, Glykogenase, Trypsin, Invertase. An Invertase sind beide Extrakte reich, α enthält viel Amylase, β sehr wenig; auch der Glykogenasegehalt scheint bei α größer als bei β zu sein. Über den Maltasegehalt folgen später ausführliche Mitteilungen.

nutzt, bei denen Versuche ein bedeutendes Überwiegen der Invertase erkennen ließen. Ließ ich diese Invertaselösungen, von welchen ich die in Glyzerin ganz besonders invertasereich fand, auf Saccharoselösungen von bekannter Konzentration bei konstanter Temperatur im Dunkeln und bei Ausschaltung jedweder Bakterien-Infektion durch Thymol, Chloroform etc. einwirken, so zeigten in bestimmten Zwischenräumen vorgenommene titrimetrische Bestimmungen des Invertzuckers nach der überaus empfindlichen Methode von G. Bertrand[1]), die man wohl als die zuverlässigste unter den jetzt gebräuchlichen bezeichnen darf, meist zunächst eine regelmäßige, stetige Zunahme an Invertzucker, nach etwa 20—24 Stunden (die Zeit ist nach Konzentrationsverhältnissen und bei verschiedenen Temperaturen verschieden) aber häufig ein Stillstehen oder ein Vor- und Rückwärtsschreiten der Enzymwirkung. Die anfangs gleichmäßig fortschreitende Inversion macht einer periodisch wiederkehrenden Reversion Platz. Die jeweils gefundene Invertzuckermenge stellt die Resultante aus den Wirkungen der beiden entgegengesetzt verlaufenden Prozesse, der Inversion und der Reversion, dar. Da in vielen meiner Versuchsreihen die Reaktion sich nach scheinbarem Stillstand oder deutlichem Rückgange im hydrolytischen Sinne fortsetzte, kann von einem Aufhören der Enzymwirkung infolge Unwirksamwerdens der Invertase nicht wohl die Rede sein. Der Tammann'schen Auffassung ist damit sicher wenigstens für die Invertasewirkung der Boden entzogen. Trat in der Reaktion Umkehrung ein, so verriet sie sich durch Abnahme des Invertzuckergehalts der Versuchsflüssigkeit, d. h. durch Abnahme des Reduktionsvermögens in Fehling'scher Lösung.

Die Kupferreduktion ist bekanntlich bedingt durch die Anwesenheit von Aldehydgruppen im Zuckermolekül. Es konnte nun entweder die Glukose des Invertzuckers in Maltose (resp. Isomaltose) übergeführt werden, indem unter Wasserabgabe aus zwei Molekülen Glukose ein Molekül Maltose entsteht; dabei verschwindet eine der Aldehydgruppen, was eine Herabminderung des Kupferreduktionsvermögens im Gefolge hat; oder aber es konnte Saccharose unter Wasserabgabe aus Invertzucker entstehen, wobei die Aldehydgruppe der Glukose verschwindet; die mit der Glukose zusammentretende Laevulose enthält an Stelle der Aldehydgruppe die Ketongruppe $C=O$, und es ist klar, daß bei einer Maltosebildung das Reduktionsvermögen der Lösung vorübergehend niemals total verschwinden kann, und daß ein vollständiges Ausbleiben der Kupferreduktion ein strikter Beweis einmal für das vollständige Verschwinden der Glukose und zweitens für die Bildung eines überhaupt nicht reduzierenden Zuckers, also hier von Saccharose sein muß. Ich führe hier einen Versuch an, in dem sich eine derartige totale Reversion abspielte:

Versuch I. Begonnen am 19. Juli 1907. Temperatur = 20° C. Zu jeder Zuckerbestimmung wurden 5 cc einer 10%-Saccharose-

[1]) Bertrand, G., Le dosage des sucres réducteurs. (Bull. des Sciences pharmacologiques no. 1. Janvier 1907.)

lösung benutzt, zu der 1 cc Glycerininvertase und etwas Thymol zugefügt waren.

Zeit der Invertasewirkung in Stunden (obere Ziffernreihe):
Prozentgehalt an redivierendem Zucker in 5 cc-Lösung (untere Ziffernreihe):

1	2	4	6	14	16	17	18	23	24	38^{15}	38^{40}
$4_{,8}$(2)	$5_{,12}$(2)	$14_{,2}$(2)	$22_{,11}$(2)	$32_{,0}$	$40_{,2}$(2)	$50_{,0}$	$26_{,4}$	$27_{,10}$	0. 0. $1_{,1}$ $2_{,4}$	$44_{,2}$	$38_{,2}$

(250 grm oxalsaures Ammoniak gebrauchen 24,7 cc $KMnO_4$-Lösung. Titer der Kaliumpermanganatlösung 0,906. Die eingeklammerten Zahlen bedeuten, daß mehrere Titrationen vorgenommen wurden.)

Bis zur siebzehnten Stunde stieg die Inversion des Rohrzuckers bis zu 50,1 %; nach Verlauf von 18 Stunden war bereits die Hälfte des Invertzuckers wieder revertiert; nach 24 Stunden war der Invertzucker in zwei Proben beinahe ganz, in zwei anderen total verschwunden. Nach 38 Stunden ungefähr waren bereits wieder 44,2 % reduzierender Zucker vorhanden. Gleichzeitig entnommene Proben wurden durch 25 Minuten langes Kochen mit Salzsäure hydrolisiert. Nach vollständiger Abkühlung wurde mit Natriumkarbonat neutralisiert, und nach 3 Minuten langem Kochen mit Fehling das reduzierte Kupfer durch Titration mit der Lösung von übermangansaurem Kali von bekanntem Titer bestimmt. In allen Fällen wurde die ursprüngliche Zuckermenge wiedergefunden.

Bei einem ähnlichen Versuch, der bei etwas höherer Temperatur angestellt wurde, begann die Reversion nach 26 Stunden 15 Minuten und betrug nach 49 Stunden 35 Minuten 8,2 %, wurde aber in der Zwischenzeit durch eine schwache Inversion unterbrochen:

Versuch II. Begonnen am 28. August 1907 11 Uhr 45 Min. vorm. Dunkelkammer. Temperatur = 26° C.

Zu je 10 cc einer fünfprozentigen Saccharoselösung war je 1 cc Glyzerininvertase und Thymol zugefügt.

Zeit der Invertasewirkung in Stunden (erste Ziffernreihe):
Prozentgehalt an reduzierendem Zucker in 10 cc-Lösung (zweite Ziffernreihe):

21^{15}	22^{15}	23^{15}	24^{15}	26^{15}	27^{15}	29^{15}	30^{15}	47^{35}	49^{35}
42,2	52,0	53,8	58,0	58,8	58,0	54,8	55,0	56,8	50,6
					0,8 % rev.	3,2 % rev.	0,2 % inv.	1,8 % inv.	6,2 % rev.

(Titer der Kaliumpermanganatlösung 0,8476.)

Ganz ähnlich verlief unter abwechselnder Inversion und Reversion nach Verlauf von 29 Stunden 30 Minuten der Prozeß bei Anwendung einer nach der Methode β hergestellten Invertaselösung, wie folgende Zahlen darlegen:

Versuch III. Begonnen am 24. August 1907. 10 Uhr 30 Min. vorm. Temperatur = 26° C. Auf 5 cc 10 % Saccharoselösung wurde zugefügt 1 cc Invertaselösung. Da letztere chloroformhaltig war, wurde Thymol nicht zugesetzt. Das Chloroform muß selbst-

verständlich, da es Fehling'sche Lösung reduziert, vor der Kupferreduktion entfernt werden.

Zeit der Invertasewirkung in Stunden (erste Ziffernreihe):
Prozentgehalt an reduzierendem Zucker (zweite Ziffernreihe):

29^{30}	30^{30}	31^{30}	32^{30}	33^{30}	49^{15}	51^{40}	54^{50}
23	20,4	24,8	35,0	44,0	39,8	36,4	37,0

2,6 % rev. 4,4 % inv. 10.2 % inv. 9,0 % inv. 4,2 % rev. 3,4 % rev. 0,6 % inv.

(Titer der Kaliumpermanganatlösung 1—4 = 0,9060; 5—8 = 0,9401.)

Woher es kommt, daß bei einzelnen Versuchen die Reversion ausbleibt oder erst sehr spät einsetzt, soll hier vorläufig noch nicht erörtert werden, da meine Untersuchungen über die Abhängigkeit der Enzymwirkung von äußeren Verhältnissen, von der Konzentration der angewandten Zuckerlösung etc. noch im Gange sind; ich möchte jedoch auch hierfür ein Beispiel genauer anführen.

Versuch IV. Begonnen am 1. Oktober 1907. Temperatur = 35° C. 10 grm Saccharose gelöst in 100 cc destilliertem Wasser und 10 cc Glyzerininvertase (α). Dunkelzimmer. (Titer der Kalipermanganatlösung = 1,032.)

Zeit der Invertasewirkung in Stunden (obere Ziffernreihe):
Prozentgehalt an reduzierendem Zucker (untere Ziffernreihe):

0	1	2	3	18	20	23	25	27	41	43	48	50	69	73	75
0	7,5	10,2	14,5	51.0	55,0	60,0	59,3	60,0	71,8	78,2	80,4	82,0	90,0	90,8	92,2
							rev.								

Hier schreitet, wie man sieht, die Inversion stetig fort, nur nach Verlauf von 23 Stunden ist eine minimale Reversion zu konstatieren, die jedoch nach weiteren zwei Stunden wieder ausgeglichen ist. Nach Verlauf von 1, 2, 21 und 75 Stunden wurde hydrolysiert und stets derselbe Wert erhalten, der = 100 gesetzt wurde (14,9—15.1 cc Kaliumpermanganatlösung) und mit dem bei Beginn des Versuches erhaltenen genau übereinstimmt.

Bei weiteren Versuchen wurde von Invertzucker ausgegangen, hergestellt durch Hydrolyse von Saccharose mit Schwefelsäure. Auf je 5 grm Saccharose wandte ich 50 cc zweiprozentige Schwefelsäure an und erhitzte 30 Minuten lang auf 100° C. Nach dem Erkalten wurde mit Baryumkarbonat gegen Methylorange neutralisiert und filtriert.

Versuch V. Begonnen am 7. Oktober 1907. T = 19° C., 60 cc Invertzuckerlösung (1 cc = 70,6 mgr Invertzucker) und 40 cc Glyzerininvertase und Chloroform. (Titer der Permanganatlösung = 1,032.)

Dauer der Invertasewirkung in Stunden (obere Ziffernreihe):
Menge reduzierenden Zuckers in milligr (untere Ziffernreihe):

0	1	2	3	6	7	8	9	15^{15}	16^{30}	18	22^{15}	24^{30}
70,6	72,3	73,8	69,2	69,9	64,2	69,2	67,3	68,5	70,6	71,8	68,5	69,9

Aus diesen Worten geht deutlich hervor, daß während der ersten zwei Stunden noch vorhandener Rohrzucker invertiert wurde, wogegen von da ab bis nach Ablauf der siebenten Stunde **13,0** % des erreichten Maximalgehaltes an Invertzucker revertiert wurde; von da ab bis zum Abschlusse des Versuches nach 24 Stunden 30 Minuten wurde mit kleinen Schwankungen in reversivem Sinne im Wesentlichen invertiert.

In ganz analoger Weise verliefen weitere Versuche mit neutralen Invertzuckerlösungen, bei denen nur die Konzentration der Invertase herabgemindert wurde. Ich greife noch einen derselben heraus, der deutlich erkennen läßt, daß bei so geringen Invertasemengen die Enzymwirkung nur anfänglich flott verläuft, nach einem Tage aber bereits äußerst träge zu werden beginnt.

Versuch VI. Begonnen am 11. Oktober 1907. 10 Uhr 45 Min. vorm. Temperatur = 19° C. Dunkelzimmer. 20 grm Saccharose + 200 cc aq. dest. + 4 cc H_2SO_4, 25 Minuten hydrolysiert, mit Baryumkarbonat neutralisiert und filtriert, von dieser Lösung wurden 100 cc mit 10 cc *a* und etwas Chloroform versetzt. (Titer der Permanganatlösung = 0,9857.)

Dauer der Invertasewirkung in Stunden (erste Ziffernreihe):
Menge des reduzierenden Zuckers in milligr (zweite Ziffernreihe):

0	4^{15}	6	22^{15}	24^{15}	30^{15}	53^{15}	185^{45}
92,9	91,0	84,1	82,1	84,5	82,1	82,6	84,1
Reversion von 11,6 %				Inversion von 2,5 %	Reversion von 2,5 %	Inversion von 2,1 %	

Hier waren also nach 22 Stunden 15 Minuten 11,6 % des ursprünglich vorhandenen Invertzuckers revertiert, dann wechselten schwache Inversionen mit ebensolchen Reversionen ab. Nach ca. drei Tagen wurde der Versuch abgebrochen.

Diese sehr beschränkte Auswahl aus meinen Versuchsprotokollen möge vorläufig genügen, um zu zeigen, daß es mir unter Anwendung neutraler Lösungen gelungen ist, die Befähigung der Hefe-Invertase, aus Invertzucker Saccharose aufzubauen, einwurfsfrei zu beweisen. Ich wiederhole, daß gegen alle bisherigen Versuche, die Reversibilität der Invertasewirkung zu beweisen, der Einwurf geltend gemacht werden durfte, daß die vorhandenen Säuren oder Alkalien nicht nur die gegen beide überaus empfindlichen Enzyme, sondern auch einen Teil des reduzierenden Zuckers zerstört haben konnten, und daß die beim Kochen mit Fehling'scher Lösung zutage tretende Verminderung der Quantität des reduzierenden Zuckers irrtümlich als durch Reversion hervorgerufen angesehen wurde; daß es ferner unterlassen worden war, durch von Zeit zu Zeit vorgenommene Säurehydrolyse den Gesamtzuckergehalt der Versuchslösung zu bestimmen. Pantanelli wandte bis 5,6 cc $^1/_{10}$ N. Salzsäure und bis 16,2 cc $^1/_{10}$ N. Natron-

lauge an, Konzentrationen, bei denen sicherlich, besonders bei höheren Temperaturen, eine vollständige Zerstörung des Enzyms und eine teilweise des Invertzuckers erfolgen mußte. Wir wissen, daß sehr kleine Säuremengen die Invertasewirkung in bemerkenswerter Weise beschleunigen, als günstigsten Maximalzusatz fanden O'Sullivan und Tompson 0,00025 Schwefelsäure, eine Zugabe von Säure, die ungeheuer viel kleiner ist als die von Pantanelli angewandte; dasselbe gilt in noch höherem Grade von den Alkalien, die selbst in kleinster Menge auf pflanzliche Invertase sofort und dauernd zerstörend wirkt. Aus diesem Grunde habe ich stets ganz besondere Aufmerksamkeit darauf verwendet, alle Versuchsflüssigkeiten aufs Genaueste zu neutralisieren und erst dann, wenn der Gang der Inversion und Reversion unter diesen Umständen festgelegt war, wurde zum Studium des Einflusses äußerst geringer Quantitäten von Säuren und Alkalien geschritten. Die letzteren Untersuchungen sind noch im Gange, ebenso die über den Einfluß der Temperatur und des Lichtes auf die Invertase und den Verlauf ihrer hydrolytischen oder synthetischen Tätigkeit, weshalb ich über die diesbezüglichen Ergebnisse später Mitteilung machen werde.

Nur was den Lichteinfluß auf die Invertasewirkung anlangt, möchte ich hier auf einige Beziehungen hinweisen, die sich aus den von mir erhaltenen Werten schon jetzt erkennen lassen.

Der hemmende Einfluß des zerstreuten Tageslichtes auf die Inversion der Saccharose ist sehr deutlich sichtbar und wahrscheinlich auf eine partielle Zerstörung des Enzyms durch das Licht zurückzuführen. Bisher wurde ein ähnlicher schädigender Einfluß des Lichtes nur für die Diastase nachgewiesen (Green, Brown und Morris). Hier bei der Invertase gelang es mir nun nicht nur zu beobachten, daß im Dunkeln die Inversion bedeutend schneller vorwärts schreitet wie im Lichte, sondern auch, daß sie früher einer Reversion Platz macht, wie nebenstehendes Versuchsprotokoll vorläufig illustrieren mag.

Versuch L. Begonnen am 29. Oktober 1907 3 Uhr 30 Min. nachm. Temperatur = 19° C. — 100 cc neutraler Invertzuckerlösung + 100 cc Glyzerininvertase + Chloroform. (Titer der Permanganatlösung = 0,9857.)

Dauer der Invertasewirkung:	Menge reduzierenden Zuckers in milligr im zerstreuten Licht:	im Dunkeln:
30 Min.	75,4	75,4
24 Std.	76,0 = + 0,6 invertiert.	81,6 = + 6,2 invertiert.
48 „	82,1 = + 6,7 „	85,2 = + 9,8 „
72 „	84,6 = + 9,2 „	82,1 = − 3,1 revertiert.
96 „	82,1 = − 2,5 revertiert.	86,0 = + 3,9 invertiert.

Im Dunkelversuch erreicht die Inversion bereits nach 48 Stunden einen höheren Wert, als im Lichtversuch nach 72 Stunden.

Im Dunkelversuch beginnt die **Reversion** schon nach 72 Stunden energisch, während sie im Lichtversuch erst nach 96 Stunden einsetzt.

Von den Substanzen, welche man als sehr aktive **Beschleuniger** der Diastasehydrolyse bisher kennen gelernt hat (Calciumphosphat 0,5 %, Ammoniakalaun 0,25 %, essigsaure Tonerde 0,25 % und Asparagin 0,05 %), habe ich zunächst aus hier nicht zu erörternden Gründen das **Asparagin** auf seinen Einfluß auf die Invertasehydrolyse geprüft. Eine Dosis von 0,05 % erwies sich als **nicht beschleunigend**.

Versuch VII. Begonnen am 9. Oktober 1907 5 Uhr 30 Min. nachm. Temperatur = 35° C. 200 cc. 20 % Saccharoselösung + 50 cc. Invertaselösung + Chloroform.

		1.	2.	3.	4.	Differenz
Zeit der Invertasewirkung (in Stunden):		16^{20}	21^{30}	24^{30}	40^{15}	zwischen 1. u. 4.
verbrauchte cc Permanganatlösung:	ohne Asparagin	9,9	11,2	12,4	14,3	4,4
	mit Asparagin	10,0	11,7	12,6	14,6	4,6
	Diff.	0,1	0,5	0,2	0,3	0,2

Da 0,2 cc noch im Bereich der Beobachtungsfehler liegen, kann von einem beschleunigenden Einflusse des Asparagins nicht wohl gesprochen werden.

Daß mein Hefeglyzerinextrakt auch **Maltase** enthielt, mußte ich aus der Tatsache folgern, daß dasselbe den Zuckergehalt einer reinen Glukoselösung von bestimmter Konzentration stets sofort verminderte, um ihn alsdann wieder zu vergrößern. Die Maltase arbeitet also **anfangs synthetisch**, indem sie Glukose zu Maltose (resp. Isomaltose) kondensiert, um sodann wieder wechselnde Mengen der letzteren in Glukose zu spalten, was mit einer Vermehrung des Gehaltes an reduzierendem Zucker verbunden ist. Auch bei diesen Experimenten wurde durch mehrfache Säurehydrolysierungen der jeweilige Gesamtzuckergehalt festgestellt. Wurde mit vollkommen zellfreiem Extrakt gearbeitet, so blieb letzterer während des ganzen Versuches nahezu derselbe. Waren dagegen einzelne Hefezellen im Extrakt verblieben, was im Anfang meiner Arbeiten einige Male der Fall war, ehe ich das Extrakt stets vor dem Versuche durch sterilisierte Porzellanfilter passieren ließ, so wurde der Gesamtzuckergehalt im Laufe des einzelnen Versuches durch schwache Gärung langsam etwas vermindert, wie z. B. in folgendem Versuche:

Versuch VIII. Begonnen am 17. September 1907. 16,639 grm Glukose gelöst in 100 cc destillierten Wassers + 5 cc Glyzerinhefeextrakt (*a*) + Chloroform. T = 26° C. Titer der Permanganatlösung = 10,020.

Zeit der Maltasewirkung in Stunden (erste Ziffernreihe):
Reduzierender Zucker in milligr (zweite Ziffernreihe):

	0	$^1/_2$	1^{45}	2^{45}	19
	170	161	156	159	151
	(2)		= 8,23 % revertiert		= 11,17 % revertiert

[19 hydrolysiert 165]	24^{30}	24^{30}	[26^{30} hydrolysiert 164]	39	40	[40 hydrolysiert 163]
	164	163		161	163	

Infolge schwacher Gärung verminderte sich also hier der Gesamtzucker von 165 auf 163.

Bei anderen Versuchen mit durch Chamberland-Kerzen filtriertem Extrakte fiel der Verlust an Gesamtzucker weg. Die Reversion erreichte nicht selten die Höhe von 25 % und mehr % wie z. B. in folgendem Versuche:

Versuch IX. Begonnen am 10. September 1907 10 Uhr 15 Min. vorm. 18,703 grm Glukose (95,7 %) gelöst in destilliertem Wasser + 5 cc Glyzerinextrakt (*a*) auf 100 cc ergänzt und mit Thymol versetzt. Temperatur = 26 ° C. (Titer der Permanganatlösung = 10,092.)

	1.	2.	3.	4.	5.
Dauer der Enzymwirkung (in Stunden):	24^{45}	28^{45}	46^{30}	52^{15}	69^{45}
Reduzierender Zucker in % der ursprünglichen Menge:	65,2 %	86,8 %	83,1 %	85,6 %	89,5 %
Menge des reduzierenden Zuckers nach Säurehydrolyse:	90,9 %	88,7 %	89,4 %	89,8 %	91,1 %

Es wurden also bei	1	25,7 %	revertiert.
„ „ „ „	2	1,9 %	
„ „ „ „	3	6,3 %	
„ „ „ „	4	4,2 %	
„ „ „ „	5	1,6 %	

Nehmen wir mit Armstrong in der Glukose die Anwesenheit von *α*- und *β*-Glukose an, so werden wir im Kondensationsprodukt Maltose und Isomaltose erwarten dürfen, die man nach rationeller Anwendung von maltasefreier Hefe (Saccharomyces Marxianus) und Maltasehefe (Sacch.-intermedians) getrennt als Osazone nachweisen kann. Jedenfalls ist durch meine Versuche die Befähigung der Hefemaltase, Glukose zu Maltose zu revertieren, sicher nachgewiesen, und zwar, worauf ganz besonders aufmerksam gemacht sei, in viel kürzerer Zeit und in stärkerem Maße als in den bisher vorliegenden Versuchen.

Unsere Anschauung von der primären Bildung von Kohlehydraten im assimilierenden Pflanzenblatte haben bekanntlich Brown und Morris neuerdings wesentlich zu modifizieren versucht. Sie nehmen aufgrund sorgfältiger Zuckerbestimmungen in

Blättern vor und nach der Belichtung an, daß auf assimilatorischem Wege zunächst nicht Hexosen (Glukose, Laevulose), sondern Biosen (Saccharose, Maltose) entstehen, die alsdann durch enzymatische Spaltungen Glukose und Laevulose, kurz zur Plasmaernährung und zu sonstigem Verbrauche geeignete Hexosen liefern. Die in den Chloroplasten erscheinende Stärke ist immer das Symptom einer Kohlehydratüberproduktion und also Reservekohlehydrat. Es zeigten sich im Allgemeinen folgende Kohlehydratwandlungen im Blatt:

1. Am Morgen ist der Gehalt an Stärke, Rohrzucker und Maltose gering, Glukose und Laevulose aber haben sich angesammelt. In abgeschnittenen Blättern nimmt nach längerer Verdunkelung der Gehalt an Glukose und Laevulose zu.
2. Infolge der Assimilation am Lichte steigt der Gehalt an Stärke, Rohrzucker, Laevulose und Glukose, wenn die Stoffableitung durch den Blattstiel verhindert ist.
3. Bei ermöglichter Ableitung vermindern sich während der Assimilation im Lichte Glukose, Laevulose und Rohrzucker, Stärke und vor allem Maltose dagegen nehmen zu.

Wie haben wir uns diese Wandlungen vorzustellen? Wenn Glukose und Laevulose in der Dunkelheit zunehmen, so geschieht dies durch die enzymatische Spaltung des Rohrzuckers; gleichzeitig aber wird ein Teil der Stärke durch Diastase in Maltose umgewandelt, diese aber durch Maltase in Glukose gespalten und zum Teil veratmet.

Im Lichte werden Glukose und Laevulose nach ihrer Entstehung zum Teil zu Rohrzucker kondensiert, zum Teil gespeichert, wenn die Ableitung unmöglich ist, verschwinden aber fast ganz, wenn das Gegenteil der Fall ist.

Um eine auf den ersten Blick ganz unverständliche Erscheinung handelt es sich, wenn wir die Maltose in abgeschnittenen Blättern nach lebhafter Assimilation abnehmen, in an der Pflanze belassenen dagegen sich in ansehnlicher Weise vermehren sehen. Vermutlich wird sie im abgeschnittenen Blatte in Glukose gespalten, wogegen sich in den an der Pflanze verbleibenden Blättern die Konzentrationsverhältnisse so gestalten, daß nicht nur aus dem Stärkeabbau Maltose resultiert, sondern auch eine Maltosesynthese aus Glukose sich vollzieht. Im Dunkeln aber wird die aus der Stärke gebildete Maltose bei unterbrochener Ableitung in Glukose gespalten. Im Lichte erleidet im abgeschnittenen Blatte die Maltose hydrolytische Spaltung, im an der Pflanze festsitzenden Blatte findet Maltosereversion statt; im Dunkeln wird Maltose hydrolysiert.

Diastase, Invertase und Maltase sind hiernach im Blatte fortwährend tätig, die Kohlenhydratumwandlungen zu bewerkstelligen. Die Invertase scheint vorwiegend synthetisch zu arbeiten bei abgeschnittener Abfuhr, hydrolysierend bei gestatteter Ableitung; die Maltose gerade umgekehrt synthetisch

bei gestatteter Ableitung, hydrolysierend bei abgeschnittener Abfuhr.

Diese Vorgänge hat man bisher nur zum geringen Teil als im Blatte sich abspielend nachweisen können. Über den diastatischen Abbau der Stärke sind wir zwar im Einzelnen noch längst nicht im Klaren, aber wir wissen, daß er sich unter dem Einflusse der Amylase jedenfalls unter Bildung von Maltose und Dextrinen als Endprodukten vollzieht. Äußerst mangelhaft sind unsere Kenntnisse über Invertase. Brown und Morris[1]) und Kosmann[2]) fanden sie in Blättern, aber genauere Untersuchungen über ihre zweifellos auch im Blatte, sowohl nach der synthetischen wie nach der hydrolysierenden Seite entfaltete Tätigkeit fehlen noch gänzlich. Die Maltase endlich wurde bis heute in Blättern überhaupt noch nicht gefunden. Es klafft hier eine fühlbare Lücke im Bestande unserer Erfahrungen. Die aus dem hydrolytischen Abbau der Stärke durch die Amylase resultierende Maltose muß weiter abgebaut werden, da sie als Disacharid für weitere Verwendung im Haushalt der Pflanze wenig geeignet ist; die vermutlich zunächst zu Hexosen kondensierten ersten Produkte der Assimilation müssen in Maltose und Stärke umgewandelt werden; für beide Vorgänge ist das vorläufig hypothetische Agens die Maltase, und doch wissen wir über sie, soweit es sich um ihr Vorkommen im grünen Pflanzenblatte handelt, so viel wie Nichts. Es wird daher als hinreichend begründet erscheinen, wenn ich mich im Anschlusse an die bereits hier mitgeteilten Untersuchungen über die Reversion der Wirkung der Hefeinvertase und Hefemaltase weiter der Erforschung der Blattinvertase und Blattmaltase zugewandt und an der klassischen Stätte, von der bereits so gewichtige Beiträge zur Kenntnis der Enzyme ausgegangen sind, die Bearbeitung dieses für die Pflanzenphysiologie so überaus bedeutungsvollen Gegenstandes in Angriff genommen habe. Es wird der Bericht über die von mir erhaltenen diesbezüglichen Resultate den Inhalt weiterer Publikationen bilden.

Paris, Institut Pasteur,
im November 1907.

---

[1]) Brown und Morris, A contribution to the chemistry and physiologie of foliage leaves. (Journal Chem. Soc. Trans. 1893. 604.)

[2]) Kosmann, Recherches chimiques sur les ferments contenus dans les végétaux. (Bull. de la Soc. chim. de Paris. XXVII. 1877. 257.)

Morphologische und physiologische Untersuchungen an Ceropegia Woodii Schlechter.

Von

Joseph Glabisz.

Mit Tafel IX—XI und 30 Abbildungen im Text.

A. Äussere Morphologie.

Ceropegia Woodii Schlechter wurde von J. Medley Wood in Durban auf den Felsen des Grönberges in Natal, in einer Höhe von ungefähr 1800 Fuß über dem Meere, im Februar 1881 gefunden [1]. Eine farbige Abbildung von ihr befindet sich in „Curtis' botanical magazine". No. 663. Tab. 7704.

Ceropegia Woodii gehört zu der Familie der *Asclepiadaceae* und ist eine zierliche, herabhängende, ausdauernde, immergrüne Pflanze (Fig. 1, Taf. XI: *Ceropegia Woodii* Schlechter. Habitusbild. Vergr. $^1/_{10}$), die aus einer knolligen Grundachse hervortritt. Die Knollen haben meistens eine kugelige oder ovale Gestalt, sind fleischig und erreichen eine Größe von 3 bis 4 cm im Durchmesser. Die Wurzeln entspringen reichlich aus allen Teilen der Knolle, doch sind die Seitenteile bevorzugt, indes die Unterseite häufig wurzellos bleibt. Sie sind fadenförmig, von der Basis bis zur Spitze fast von gleichem Durchmesser (ca. 1 mm). Bei in Töpfen kultivierten Pflanzen erreichen sie eine Länge bis zu 25 cm; meistens jedoch sind sie kürzer und weniger verzweigt. Aus einer Knolle entspringen meistens mehrere, zwei bis vier Sprosse, welche eine beträchtliche Länge — 4 bis 5 m und mehr — erreichen können. Sie sind beim normalen Wachstum unverzweigt, bindfadenartig, unbehaart, mit Ausnahme der Corolla, der ganz jungen Blätter und der Drüsenzotten, und von der Basis bis zur Spitze von gleichem Aussehen. Die Internodien sind zylindrisch, von rötlich-grüner Farbe, welche durch Anthocyan hervorgerufen wird, und durchschnittlich 1 mm dick. Ihre Länge nimmt von der Spitze bis zur

[1] Gartenflora. 1900. S. 529.

Basis des Sprosses zu; meist schwankt sie zwischen 6 bis 10 cm, erreicht aber bei älteren Pflanzen eine Länge bis 20 cm.

Das Internodium geht allmählich in den höherstehenden Knoten über; das nächstfolgende setzt sich dagegen scharf von der Basis der beiden Blätter ab. Der Knoten, von derselben Farbe wie die Internodien, ist ungefähr doppelt so dick wie diese, also 2 mm. Er ist zwischen der Ansatzstelle der Blätter mehr flach, dagegen an den Seiten mehr hervorgewölbt. Sehr häufig ist er verdickt, auch knöllchenartig entwickelt. Die Knöllchenbildung fängt schon frühzeitig an, sie ist schon an den jungen Knoten, dem dritten, vierten oder fünften von der Spitze aus gerechnet, wahrnehmbar. Sie beginnt mit dem Herausbrechen zweier sich gegenüberstehender Wurzelanlagen etwas unterhalb der zwischen den beiden Ansatzstellen der Blätter gelegenen Teile des Knotens. Die Verdickung nimmt nicht regelmäßig mit dem Alter der aufeinanderfolgenden Knoten zu, sondern an beliebigen Stellen des Sprosses können sich ein oder mehrere Knoten zu im Vergleich mit der Zartheit der Pflanze mächtigen Knöllchen entwickeln. An frei in der Luft herabhängenden Pflanzen kann man solche bis zu 2 cm im Durchmesser beobachten. Andere Knoten wieder entwickeln sich gar nicht weiter, sodaß man an einem Sproß Knöllchen der verschiedensten Größen finden kann. Je mehr ein Knoten sich zur Knolle verdickt, desto mehr verschwindet die ursprüngliche Farbe; er wird infolge eingetretener Korkbildung dunkelgrau.

Das lebhafteste Wachstum besitzen die Sprosse im Frühjahr und Sommer, sie wachsen aber auch im Herbst und Winter; dagegen ist es mit der Ausbildung der Knoten zu Knöllchen gerade umgekehrt; die Vergrößerung derselben fällt namentlich in die Wintermonate. Wie schon bemerkt, geht der Knöllchenbildung das Austreiben von Wurzeln, welche als kleine Hervorwölbungen an dem Knoten sichtbar werden, voraus. In dem Maße, als der Knoten sich dann verdickt, brechen weitere Wurzeln hervor, und zwar an der ganzen Oberfläche des Knöllchens. Ihre Zahl schwankt nach der Größe der Knöllchen von zwei bis zwanzig und darüber. Die Wurzeln haben jedoch bei frei herabhängenden Pflanzen ein beschränktes Wachstum, sind durchschnittlich nur 1 mm lang und verharren in diesem latenten Zustande, bis sie in günstigere Verhältnisse gelangen.

Aus dem apikalen Teil des Knotens entspringen die gestielten ganzrandigen Blätter, welche zu dekussierten Paaren geordnet sind, wie es der Querschnitt durch den Sproßscheitel in Figur 2 zeigt. An ausgewachsenen Sprossen ist diese dekussierte Stellung nicht mehr zu erkennen, da alle Blätter ihre Oberseite dem Licht zukehren und dadurch eine teilweise Drehung der Internodien verursachen; auch in der Natur sind die Sprosse an Felsen herabhängend und nur von einer Seite beleuchtet.

Der Blattstiel ist bei jüngeren wie älteren Blättern fast gleich lang, zirka 1 cm; sein Durchmesser entspricht im Allgemeinen der Dicke des Blattes, nimmt jedoch von dem Blattgrund bis zur Spitze etwas zu. Auf der Oberseite des Blattstieles zeigt sich eine leichte

Einfurchung, welche gegen den Blattgrund hin seichter wird und fast ganz verschwindet. Die Farbe des Stieles ist gleich der der Internodien und Knöllchen.

Die Blattspreiten sind im nicht ausgewachsenen Zustand länger als breit, bei älteren Blättern hat sich dagegen das Verhältnis geändert. Diese erreichen eine Länge bis zu 2 cm und

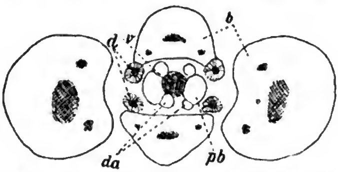


Fig. 2. Querschnitt durch einen Sproßscheitel.
b Blätter, *pb* Primordialblätter, *v* Vegetationspunkt, *d* Drüsenzotten, *da* Drüsenanlagen. Vergr $^{40}/_{1}$.

darüber, sie sind fleischig, bis 2 mm dick. Dem Blatt eilt eine Spitze, nach Raciborski[1]) als Vorläuferspitze bezeichnet, im Wachstum voraus. Dieselbe übersteigt meistens die Länge von 1 mm nicht, ist schon an ganz jungen Blättern entwickelt und zeigt in der weiteren Entfaltung der Spreite keine nennenswerte Streckung. Sie ist viel derber und fester als die Spreite, nament-

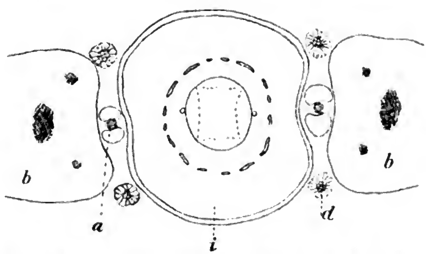


Fig. 3. Querschnitt durch einen Sproß gleich unterhalb des Knotens.
b Blätter, *i* Internodium, *a* Achselknospen, *d* Drüsenzotten. Vergr. $^{25}/_{1}$.

lich in den jungen Blättern der Knospe, welche nach oben zusammengeschlagen einen Schutz des Vegetationsscheitels bewerkstelligen[2]). Die Blattspreiten sind sehr schön gefärbt, ihre Oberseite ist grau-grünlich, mit zierlich zerstreuten, dunkelgrünen Flecken, ohne einen Überzug von Wachs. Die Farbe stammt von den unter der durchsichtigen Cuticula gelegenen Zellschichten. Die

[1]) Raciborski, Über die Vorläuferspitze. (Flora. Bd. 87. 1900. S. 1.)
[2]) Vergleiche Göbel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898. S. 505.

Unterseite ist bei jungen Blättern mehr grün, bei älteren dagegen grünlich-rot bis rot, welche Färbung auf Anthocyan zurückzuführen ist. Nebenblätter kommen nicht vor, doch konnten am Grunde des Blattstieles rechts und links seitlich zwei Drüsenzotten konstatiert werden (Fig. 2, *d*; Fig. 3, *d*), welche mit bloßem Auge als hellere Punkte erscheinen, zwischen welchen sich die Achselknospe befindet (Fig. 3, *a*; Fig. 4, *a*).

Der Sproß wächst bei normalen Verhältnissen nur mit einem Vegetationspunkt weiter, an welchem die Blattanlagen als seitliche Auswüchse in Gestalt eines Höckers entstehen. Schon an dem höchststehenden Primordialblatte sind die Anlagen der Drüsenzotten als je ein seitlicher Auswuchs des Blattgrundes (Nebenblätter?) vorhanden, wie aus Figur 2 zu ersehen ist. Dieselben erreichen ihre definitive Ausbildung viel früher als die Blätter, sind schon



Fig. 4. Längsschnitt durch einen Sproßscheitel.
b Blätter, *v* Vegetationspunkt, *d* Drüsenzotten, *a* Achselknospe. Vergr. 40/1.

in dem Sproßscheitel ausgewachsen und fungieren als Schutz für den Vegetationspunkt, indem sie sich über denselben hervorwölben (Fig. 4, *d*).

Unter dem Schutze der älteren Teile entstehen am Vegetationspunkt in den Achseln der Blätter die Seitensproßknospen, sie werden später angelegt als jene (Fig. 4, *a*). Sie entwickeln sich jedoch in der Regel nicht zu Seitensprossen, sondern verharren in einem entwickelungsfähigen Zustand und entfalten sich nur unter besonderen Umständen, sind also Ruheknospen [1]). Beiknospen kommen ebenfalls vor. Die Achselknospen würden einen nicht genügenden Schutz vom Blattgrund, welcher keine Verbreiterung aufweist, aus haben; sie sind auch nicht in das Gewebe der Sproßachse versenkt, dafür gewähren ihnen die Drüsenzotten, welche rechts und links von ihnen inseriert sind, einen guten Schutz (Fig. 3, *d*).

Die Drüsenzotten, welche sich am Sproßscheitel befinden, wie

[1]) Schenk, A., Handbuch der Botanik. Breslau 1882. S. 355.

auch diejenigen am Blattgrunde aller älteren Blätter, besitzen an ihrem Fuß und an ihrer Oberfläche, doch hier weniger, fadenförmige, unverzweigte Haare, welche sich meistens über den Vegetationspunkt krümmen und dadurch die Bedeutung der Drüsenzotten als Schutzorgan erhöhen (Fig. 5, *t*). Auch an Blättern, aber nur an ganz jungen noch im Sproßscheitel sich befindenden, kommen Haare von derselben Gestalt wie die der Drüsenzotten vor (Fig. 5, *t*: ein Längsschnitt durch einen Sproßscheitel, seitlich getroffen, sodaß ein Blatt, eine Drüsenzotte des gegenüberliegenden Blattes und ein seitlicher Teil des Vegetationspunktes sichtbar ist). Treiber[1]), welcher fünf Arten der Gattung *Ceropegia* untersucht hat, gibt an, daß keine von ihnen Trichomgebilde zeige, von kleinen papillenartigen Vorwölbungen einzelner Epidermiszellen abgesehen, und gibt dies als Merkmal für diese Gattung an. Bei *Ceropegia Woodii* Schlechter finden sich auch nirgends Trichomgebilde, außer bei ganz jungen Blättern und allen Drüsenzotten. Sie bilden jedoch auf den jungen Blättern keinen dichten Überzug, sondern stehen vereinzelt da und dienen wie die der Drüsenzotten zur Erhöhung des Schutzes der zarten Gewebeteile; sie fallen nach genügender Erstarkung der Cuticula ab. Ob dieses Verhalten auch anderen *Ceropegia* zukomme, zumal bei allen Gattungen der *Asclepiadaceae* einfache Haare vorkommen[2]), ist bei Treiber nicht erwähnt, da er über den Vegetationsscheitel nichts angibt.

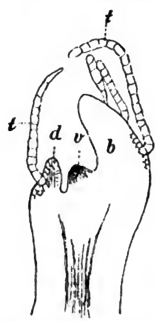


Fig. 5. Längsschnitt durch einen Sproßscheitel. *b* Blatt, *v* Vegetationspunkt, *d* Drüsenzotte, *t* Haare. Vergr. 40/1.

In den Gewächshäusern blüht *Ceropegia Woodii* Schlechter reichlich den ganzen Sommer über, vom März bis November; auch tritt Fruchtbildung ein, aber nur sehr selten. Im hiesigen Botanischen Garten der Universität, wo sie seit fünf Jahren kultiviert wird, wurde sie ausschließlich auf vegetativem Wege vermehrt, was sehr leicht durch Aussetzen von Stengelknollen geschieht.

Die Blüten, meistens in der Vier- oder Dreizahl, stehen in gestielten, doldig zusammengezogenen, cymösen Aggregaten, sind zwittrig, vollkommen strahlig, mit fünfgliedrigen Quirlen und erreichen eine Länge bis zu 2 cm. Sie sind schön gefärbt. Die am Grunde kugelige Kronröhre ist rötlich-violett, die in der Jugend zusammenhängende Corolla dunkelrot. Die Kelchblätter sind klein, schmal und zugespitzt. Die Blütenstände stehen nicht in den Blattachseln, sondern entspringen aus dem oberen Teil des Knotens, zwischen den beiden Blättern, in gleicher Höhe wie diese.

---

[1]) Treiber, K., „Über den anatomischen Bau des Stammes der *Asclepiadaceen*." (Bot. Centralbl. Bd. 48. 1891. S. 213 u. 313.)

[2]) Nach Engler, „Die natürlichen Pflanzenfamilien." Teil IV. Abt. 2. Leipzig 1895. S. 192.

B. Innere Morphologie.

Einleitung.

Die Familie der *Asclepiadaceae* ist wegen ihrer abweichenden anatomischen Verhältnisse schon häufig Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Manche ihrer Eigenschaften wurden daher schon ziemlich früh bekannt, sodaß heute eine ganze Anzahl spezieller Beobachtungen vorliegt; namentlich haben das innere Leptom, das Hadrom, die Milchröhren und der Bast die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt. K. Treiber[1]) hat die ganze Familie in vergleichend anatomischer Hinsicht behandelt. Auf die einzelnen, hier inbetracht kommenden Abhandlungen wird im Laufe der Arbeit hingewiesen werden.

Zur Untersuchung von *Ceropegia Woodii* verwendete ich sowohl frisches, als auch Alkoholmaterial in Celloidin und Paraffin eingebettet. Je nachdem es sich geeignet erwies, wurden Hand- oder Mikrotomschnitte ausgeführt. Namentlich für das Feststellen der Entwicklung der Knöllchen und Wurzeln waren Serienschnitte notwendig. Das für diesen Zweck verwendete Material wurde mit absolutem Alkohol fixiert, worauf die Objekte in ein Gemisch von gleichen Teilen absoluten Alkohols und Chloroforms, dann in reines Chloroform übertragen wurden; in beiden verblieben sie solange bis sie untergesunken waren. Darauf wurde zum Chloroform im Wärmeschrank Paraffin von 46° C. Schmelzpunkt während fünf bis sechs Tagen zugesetzt und nach Verdunstung des Chloroforms durch reines „46° C. Paraffin“ und nach einigen Tagen durch „52° C. Paraffin“ ersetzt. Statt Chloroform wurde auch Benzol, Xylol, Cedernöl verwendet, auch eine Doppeleinbettung mit Celloidin-Paraffin wurde versucht, doch ergab das erstere die besten Resultate, namentlich für die Internodien, welche wegen ihrer Bastfasern beim Schneiden zerrissen wurden. Gefärbt wurde mit Alaunkarmin-Methylgrün und Haematoxylin-Safranin, meistens jedoch mit letzteren Farbstoffen.

I. Entwickelung der Gewebe.

Figur 6A stellt einen Querschnitt durch das erste, sich abhebende Internodium im Sproßscheitel dar. Sie repräsentiert die drei primären Meristeme, welche sich aus dem Urmeristem differenziert haben.

1. Die Zellen des einschichtigen Protoderms *pt*, welche sich durch eine regelmäßige Zickzacklinie von dem darunter liegenden Bildungsgewebe abgrenzen, erscheinen im Längsschnitt quadratisch. Sie teilen sich nur in tangentialer Richtung und erzeugen die einschichtige Epidermis.

[1]) Treiber, K., l. c. S. 207.

2. Das Grundmeristem *gm*, welches aus abgerundeten verhältnismäßig großen Zellen besteht, weist nur wenige kleine Interzellularen auf. Das äußere Grundmeristem besteht aus fünf bis sechs Zellschichten, von welchen sich die primäre Rinde (Fig. 6B *pr*) ableitet; aus dem inneren geht das Mark (*m*) hervor.

3. Das Procambium (Fig. 6A *pc*), das sich durch Englumigkeit, lückenlosen Verband und Eckigkeit der Zellen vom Grundmeristem unterscheidet, bildet einen einheitlichen Hohlzylinder. Im Längsschnitt sind seine Zellen langgestreckt, mit etwas schief gestellten Querwänden. Aus demselben differenzieren sich — auch nach Treiber[1]), welcher einige *Asclepiadaceen* darauf hin untersucht hat — das Hadrom, Leptom, Cambium, die Bastbündel und das Leptomparenchym. Zuerst werden auf der innersten Grenze

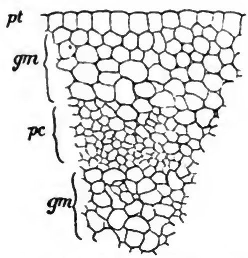


Fig. 6A. Internodiumquerschnitt im Sproßscheitel.

pt Protoderm, gm Grundmeristem, pc Procambium. Vergr. 230/1.

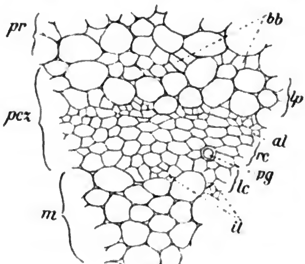


Fig. 6B. Internodiumquerschnitt etwas vom Sproßscheitel entfernt.

pr primäre Rinde, m Mark, pcz Zellschichten, die aus dem Procambium hervorgegangen sind, il inneres primäres Leptom, bb Bastbündel, lp Leptomparenchym, al äusseres primäres Leptom, pg primäres Gefäss, rc Reihencambium, lc Leptomcambium. Vergr. 230/1.

sehr kleine Zellen sichtbar, das innere primäre Leptom (Fig. 6B *il*), auf der äußersten entstehen Zellgruppen, welche sich noch durch die unter ihnen gelegenen sich vergrößernden Zellen (*lp*), besser abheben, die Bastbündel (*bb*). Dann treten kleinzellige Gewebepartien unter den sich vergrößernden und abrundenden Zellen auf, welche das primäre äußere Leptom darstellen (*al*). Jetzt werden an vier Stellen zwischen den beiden Leptomen primäre Gefäße (*pg*) sichtbar, meistens je eines, welche Anordnung den decussiert stehenden Blättern entspricht; dann bilden sich weitere zwischen diesen vier Stellen unregelmäßig zerstreute. Die Schichten zwischen dem äußeren Leptom und den primären Gefäßen und zwischen letzteren und dem inneren Leptom werden zum Cambium; das äußere ordnet sich aber erst später in Reihen zum Reihen-

[1]) Treiber, K., l. c. S. 243.

cambium (*rc*) an; das innere wird zum Leptomcambium (*lc*), wie es Treiber[1]) genannt hat.

Vor der Besprechung der einzelnen Gewebeteile erscheint es von Vorteil, die Anordnung der Gewebegruppen auf dem Querschnitt durch das Internodium kurz anzuführen. Derselbe weist einen Ring bicollateraler Gefäßbündel auf, wie dies Mohl[2]) für die Familie der

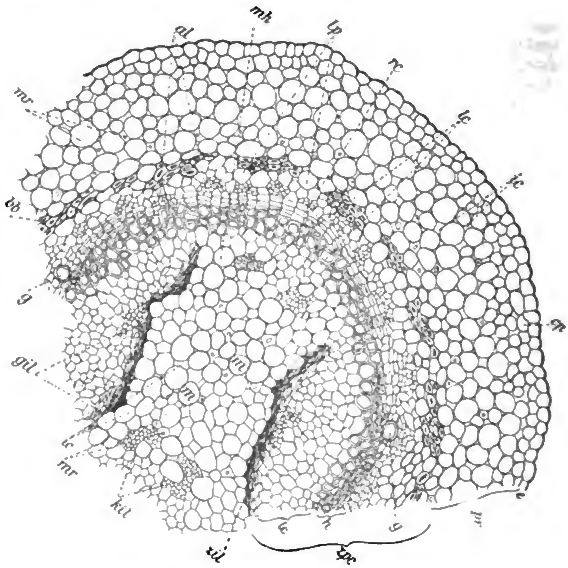


Fig. 7. Querschnitt durch ein älteres Internodium.

e Epidermis, *pr* primäre Rinde, *cp* äusserste Zellschicht der primären Rinde, *ic* Interzellularen, *mr* Milchröhren, *bb* Bastgruppen, *lp* Leptomparenchym, *al* äusseres Leptom, *rc* Reihencambium, *h* Hadrom, *g* Gefäss, *kil* kleine Partien des inneren Leptoms, *zil* zerdrückte Leptomzellen, *m* Mark, *mh* Markhörner. Vergr. [illegible]/1

Asclepiadaceen entdeckt hat. Die Aufeinanderfolge der Gewebe von außen nach innen ist folgende: Eine einschichtige Epidermis (*e*); eine fünf bis sechs Schichten aufweisende primäre Rinde (*pr*); Gruppen von Bastzellen (*bb*) durch Parenchymzellen getrennt; ein Ring von Reihencambium (*rc*); Hadrom (*h*); Leptomcambium (*lc*); inneres Leptom (*zil* und *kil*); Mark (m).

---

[1]) Treiber, K., l. c. S. 247.

[2]) Mohl, Hugo v., Einige Andeutungen über den Bau des Bastes. (Botanische Zeitung. 1855. S. 873.)

II. Die einzelnen Gewebe.

1. Aus dem Protoderm entstandene Gewebe.

Auf dem Querschnitt durch das Internodium (Fig. 8, *e*) sind die Epidermiszellen etwas breiter als tief, also umgekehrt wie beim Protoderm, was auf die Vergrößerung des Internodiumdurchmessers zurückzuführen ist, zumal keine Tangentialteilungen beobachtet werden können; im Längsschnitt erscheinen sie fast quadratisch. Ihre inneren wie äußeren Membranen sind im Vergleich zu denjenigen der primären Rinde stärker entwickelt. Die Außenwände sind leicht konvex gekrümmt und mit einer ziemlich dicken Cuticularschicht (*cn*) versehen, welche von einer dünnen Cuticula (*c*) überkleidet ist. Einzelne Zellen sind papillenartig nach außen vorgewölbt (*pa*). Für den Blattstiel und den Knoten gilt dasselbe,

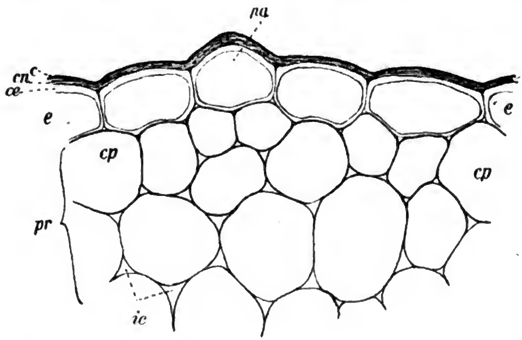


Fig. 8. Querschnitt durch ein Internodium.
e Epidermis, *pa* papillöse Epidermiszelle, *c* Cuticula, *cn* Cuticularschicht, *ce* Zelluloseschicht, *pr* primäre Rinde, *cp* äusserste Zellschicht der primären Rinde, *ic* Interzellularen. Vergr. 400/1.

nur daß der letztere viel häufiger papillöse Vorwölbungen aufweist. Die Epidermiszellen der Blätter sind flach (Fig. 14, *e*), die Cuticularschicht ist dünner als beim Internodium, und nur an den Blatträndern zeigen sich Vorwölbungen und dickere Außenwände. Die Seitenwandungen sind gewellt, auf der Unterseite des Blattes (Fig. 9A) mehr als auf der Oberseite (B). Von oben gesehen zeigen die Außenschichten eine Streifung. Anthocyan kommt in den Epidermiszellen nicht vor.

Die große Mehrzahl der Spaltöffnungen befindet sich auch hier auf der Unterseite der Blätter (Fig. 9A), auf der Oberseite ist ihre Zahl bedeutend kleiner (B). Sie kommen auch an allen übrigen oberirdischen Teilen der Pflanze vor. Dieselben besitzen den für die Angiospermen typischen Bau (Fig. 10: Querschnitt durch ein junges Internodium). Die Schließzellen liegen meistens

im gleichen Niveau mit den übrigen Epidermiszellen. Auf ihrer der Spalte zugekehrten Seite besitzen sie starke Membranverdickungen, namentlich oben und unten, wo sie vorspringende Höcker bilden, wodurch die zwei bekannten Hohlräume, durch die Zentralspalte (*z*) von einander getrennt, der Vorhof (*vh*) und der Hinterhof (*hh*), entstehen. Die Rückenwände (*r*) sind unverdickt und wölben sich konvex in das Lumen der benachbarten Nebenzellen. Die Atemhöhle (*ah*) wird von einer oder zwei Zellen umfaßt, indes die Schließzellen meistens durch drei, manchmal auch vier Nebenzellen begrenzt sind (Fig. 9A; B), denen sich etwa noch die nächst-

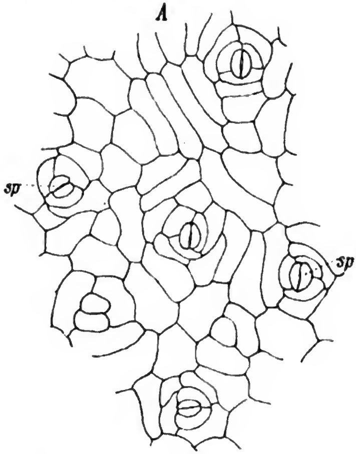


Fig. 9A. Flächenansicht der Epidermis mit Spaltöffnungen von der Blattunterseite.
sp Spaltöffnungen. Vergr. ¹³⁵/₁.

folgenden Zellen anreihen; doch ist eine bestimmte Anordnung der weiteren Epidermiszellen nicht zu erkennen.

Haare kommen, wie schon früher erwähnt, nur bei *Ceropegia Woodii* Schlechter und nur an ganz jugendlichen Organen, Drüsenzotten und ihrem Fuß, vor. Eine geringe Anzahl von jungen Epidermiszellen wachsen zu einzelnstehenden Haaren aus. Diese bilden mehrzellige, dünnwandige, meist gekrümmte Zellfäden (Fig. 5, *t*). Die erste Teilungswand verläuft in gleicher Ebene mit den Außenwandungen der Epidermis und schnürt die Fußzelle des Haares ab, welche nicht unter das Niveau der übrigen Epidermiszellen versenkt ist. An der Bildung der Drüsenzotten beteiligen sich außer den Epidermiszellen nur wenige unter dieser

gelegene Zellenschichten (Fig. 11 A). Die Epidermiszellen der Zotte sind tief und flach, nach innen schmäler werdend, und umgeben die Zentralzellen kranzförmig (Fig. 11 B, *e*). Sie haben

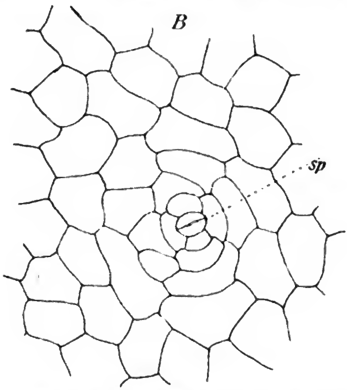


Fig. 9 B. Flächenansicht der Epidermis mit Spaltöffnungen von der Blattoberseite.
sp Spaltöffnungen. Vergr. $^{135}/_{1}$.

dünne Wände, nur die Außenmembranen werden etwas verdickt. Die im Innern gelegenen Zellen, welche subepidermalen Ursprungs

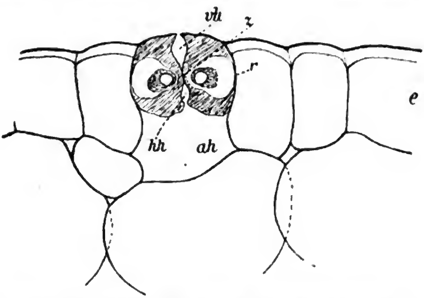


Fig. 10. Querschnitt durch ein junges Internodium.
e Epidermis, *z* Zentralspalte, *vh* Vorhof, *hh* Hinterhof, *r* Rückenwände, *ah* Atemhöhle. Vergr. $^{330}/_{1}$.

sind, sind dünnwandig, im Querschnitt abgerundet (Fig. 11 B, *iz*), von kleinen Interzellularen begleitet. Im Längsschnitt erscheinen sie gestreckt und mit schief gestellten Querwänden (Fig. 11 A, *iz*).

2. Aus dem Grundmeristem entstandene Gewebe.

Die primäre Rinde, welche zwischen der Epidermis und den Bastgruppen sich ausbreitet, besteht aus fünf bis sechs Zelllagen (Fig. 7, *pr*). Im allgemeinen setzt sie sich aus kompakten, dünnwandigen, meist abgerundeten, auch ovalen, im Längsschnitt in Reihen angeordneten, wenig gestreckten Parenchymzellen zusammen. Collenchymatisch verdickte Sklerenchym- und Steinzellen, wie sie sich bei vielen anderen *Asclepiadaceen* finden [1]), kommen hier nicht vor. Nur die äußere, der Epidermis anliegende Schicht weist kleinere, dichter aneinanderstoßende Zellen auf (Fig. 7, *ep*), welche eine kaum merkliche Wandverdickung haben (Fig. 8, *ep*); mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure nehmen die Zellwände keine hellblaue Färbung an. Sie unterscheiden sich auch

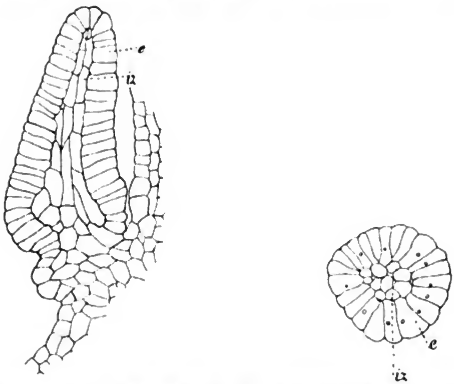


Fig. 11 A. Drüsenzotte im Längsschnitt. Fig. 11 B. Drüsenzotte im Querschnitt. *e* Epidermiszellen, *iz* Innenzellen. Vergr. $^{135}/_{1}$.

durch ihren Inhalt von den tiefer gelegenen Zellen. Die primäre Rinde ist ziemlich chlorophyllreich, bildet also ein Assimilationsgewebe; doch nimmt der Gehalt an Chlorophyllkörnern nach innen allmählich ab. Stärkekörner sind überall reichlich vorhanden. Anthocyan, welches das grünlich-rote äußere Aussehen bewirkt, färbt viele Zellen, namentlich die der äußeren Schichten, intensiv rot. Die für Anthocyan bei A. Zimmermann [2]) angegebenen Reaktionen treten auch hier sehr schön ein. In Wasser, Alkohol und Äther löst es sich vollkommen. Bei Zusatz von stark verdünnter Kalilauge erscheint es blau-grün, und bei nachträglichem Säurezusatz nimmt es wieder die ursprüngliche rote Färbung an.

[1]) Vergleiche Treiber, K., l. c. S. 215.

[2]) Zimmermann, A., Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892. S. 104 u. 229.

Die äußerste Zelllage ist merkwürdigerweise sehr chlorophyllarm und ohne Anthocyan; ebenso sind Stärkekörner sehr spärlich. Eine Schutzscheide, welche, wie Treiber[1]) angibt, an die Bastfasern angrenzt, ist nicht zu erkennen; Chlorophyll- und Stärkekörner sind in den inneren Zellen überall in annähernd gleicher Menge vorhanden, und auch die Form der Zellen ist dieselbe, nur daß die unmittelbar an den Bast stoßenden Zellen mit letzterem keine Interzellularen bilden (Fig. 16 A, *ss*). Sonst sind Interzellularen in der primären Rinde reichlich vorhanden, aber nicht groß (Fig. 8, *ic*).

Das Mark hat infolge des Vorhandenseins des innern Leptoms die Gestalt eines vierstrahligen Sternes, dessen zentraler Teil mehr oder weniger elliptisch ist und mit den vier Hörnern zwischen die Leptomteile bis zum Hadrom vordringt. Es besteht aus dünnwandigen, rundlichen, wenig gestreckten Parenchymzellen mit vielen Interzellularen, welche die der primären Rinde an Größe



Fig. 12. Kalkoxalat-Krystalle.
A *Kd* Krystalldruse, B *K* Einzel- und Zwillingskrystall
Vergr. $^{135}/_{1}$.

etwas übertreffen. Stärkekörner sind in den Markzellen reichlicher vorhanden als in der Rinde.

Kalkoxalat-Krystalle[2]) kommen in Rinde wie Mark sowohl in Form von Drusen (Fig. 12 A, *Kd*) als von Einzel- und Zwillingskrystallen (Fig. 12 B, *K*) vor.

Die Grundparenchymzellen des Blattstieles (Fig. 13) mit ebenfalls dünnwandigen, abgerundeten und wenig gestreckten in Reihen angeordneten Zellen und vielen kleinen Interzellularen zeigen dieselben Eigenschaften wie die Rindenzellen. Sie funktionieren auch als Assimilationsgewebe, sind stärkereich und enthalten Anthocyan, welches nach der Mitte des Stieles abnimmt, sodaß die im Innern befindlichen Zellen nicht mehr gefärbt sind; die an die Epidermis grenzende Schicht ist kleiner und besitzt wenig mehr verdickte Membranen (*cp*). Sie weist sehr wenig Chlorophyll und kein Anthocyan auf.

Die dorsiventralen Blätter besitzen einen ziemlich einfachen Bau. Das Palisadengewebe (Fig. 14, *pl*), welches ungefähr zwei

[1]) Treiber, K., l. c. S. 217.
[2]) Treiber, K., l. c. S. 305.

Drittel der Blattdicke ausmacht, besteht aus mehreren, senkrecht zur Oberfläche gestreckten Lagen zylindrischer, dünnwandiger Parenchymzellen, welche ziemlich breit und im Allgemeinen nicht viel mehr als zweimal so lang wie breit sind. Sie sind in lockerem

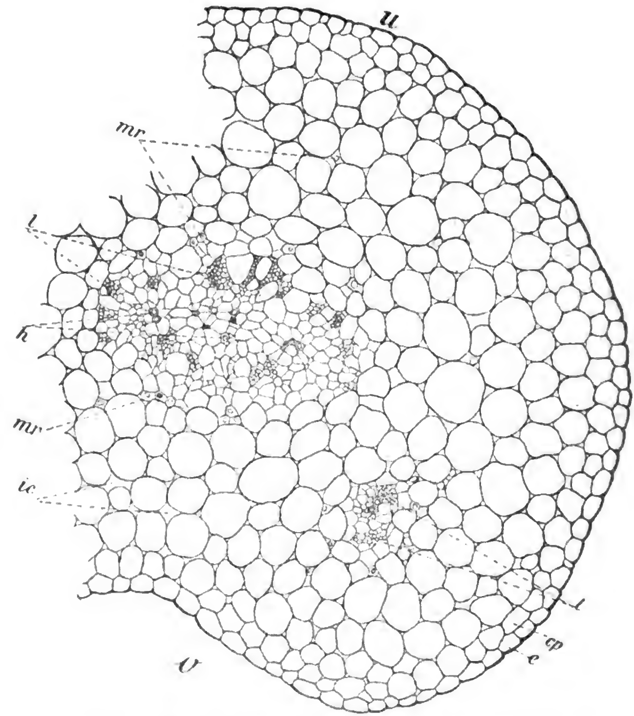


Fig. 13. Querschnitt durch einen Blattstiel.

o entspricht der Oberseite des Blattes, u entspricht der Unterseite des Blattes, e Epidermis, cp äusserste Zellschicht des Grundparenchyms, ic Interzellularen, mr Milchröhren, h Hadrom, l Leptom. Vergr. [illegible]/1

Zusammenhang, seitlich meist isoliert. An die Epidermis stoßen sie mit einer nicht sehr regelmäßigen, viel kürzeren Zellschicht, welche weniger Chlorophyll besitzt. Sie gehen allmählich in die Schwammparenchymzellen über. Diese sind abgerundet, elliptisch, dünnwandig, chlorophyllärmer, viele große Interzellularen zwischen

sich lassend. Ihr Inhalt ist, namentlich an ältern Blättern, durch Anthocyan rot gefärbt und zwar in den an die Epidermis stoßenden Zellen intensiver als in den innern. Die Reaktionen auf Anthocyan treten auch hier sehr deutlich und schön auf.

Die Milchröhren durchziehen als ununterbrochene, langgestreckte, reich verzweigte Röhren alle Pflanzenteile. Sie sind nach de Bary[1]) bei den *Asclepiadaceen* stets ungegliedert; in der für die Familie typischen Gestaltung finden sie sich auch bei *Ceropegia Woodii* und sind mit einer unverdickten, glatten Wand versehen, die auf Cellulose reagiert; sie besitzen einen plasmatischen Wandbelag und zahlreiche Zellkerne. Als Saft führen sie eine milchige Flüssigkeit. Nach den Untersuchungen von Chauveaut[2]) entstehen sie aus Initialen, welche die ersten differenzierten Elemente im Embryo darstellen; sie treten in der Knotenebene auf und liegen kreisförmig an der Peripherie des Zentralzylinders, durch eine oder mehrere Parenchymzellen voneinander getrennt. Diese Initialen verlängern sich zu Schläuchen und verästeln sich stark, indem sie sich in die Interzellularen des Grundgewebes hineinzwängen, um das Milchsaftgefäßsystem der erwachsenen Pflanze zu bilden. Sie treten zerstreut, ohne gewisse Partien zu bevorzugen, in Mark und Rinde reichlich auf (Fig. 7, *mr*), ihr Verlauf ist meistens ein vertikaler; sie verzweigen sich aber häufig und bilden zuweilen Queranastomosen (Fig. 15). Im Internodium verlaufen die Milchröhren des Markes isoliert von denen der Rinde und dringen nicht durch den Gefäßbündelzylinder hindurch;

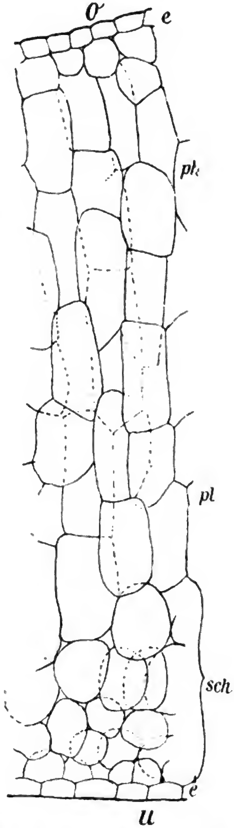


Fig. 14. Querschnitt durch ein Blatt.
o Oberseite, *u* Unterseite, *e* Epidermis, *pl* Palisadengewebe, *sch* Schwammparenchym. Vergr. 90/1.

[1]) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der *Phanerogamen* und *Farne*. Leipzig 1877. S. 134.

[2]) Chauveaut, Gustave, Recherches embryogéniques sur l'appareil lacti-

dagegen sind im Knoten, wo der Holzkörper sich in vier Teile auflöst, quere, an den Unterbrechungsstellen verlaufende Verbindungsröhren sehr häufig. Im Blattstiel begleiten sie hauptsächlich die Gefäßbündel, finden sich aber auch vereinzelt im Grundparenchym (Fig. 13, *mr*). Oscar Mayus[1]) faßt die Resultate seiner Untersuchungen über den Verlauf der Milchgefäße bei den Blättern der *Asclepiadaceen* folgendermaßen zusammen: „Die Milchgefäße begleiten stets die Gefäßbündel bis in die kleinsten Endigungen, deren Bahnen entsprechend diesen oft Netzanastomosen bilden und in den größeren Blattnerven zahlreiche H-förmige Verbindungen untereinander bilden. In der Regel kommt ein Austritt aus den Gefäßbündelbahnen nicht vor. Ebenso sind keine blatteigenen Milchröhren vorhanden." Bei *Ceropegia Woodii* konnten die Milchröhren nur in der Parenchymscheide der Blattnerven gefunden werden (Fig. 20, *mr*). Beim Aufhellen mit 60% wässriger Jod-Chloralhydratlösung, welche Methode Mayus[2]) anwendete, gelang es nicht, die dicken Blätter durchsichtig zu machen und den Verlauf der Milchröhren zu erkennen, außer der Aderung (Fig. 26). Auch sekundäre Bildungen, wie die Wurzeln an den Knoten und Knollen, sind von Milchröhren durchzogen, welche von dem primären Milchröhrensystem abstammen.

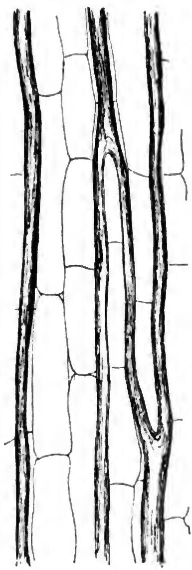


Fig. 15. Milchröhren im Mark und Queranastomosen. Vergr. 125/1.

3. Aus dem Procambium entstandene Gewebe.

Der an die primäre Rinde stoßende Ring, welcher sich aus dem Procambium differenziert, wird von den Bastgruppen gebildet (Fig. 7, *bb*). Die einzelnen Gruppen, welche parallel zur Epidermis gestreckt und durch eine oder zwei Parenchymzellen von einander getrennt sind, bestehen aus einer verschiedenen Anzahl von Zellen, bis zu 15. Dieselben sind nicht regelmäßig angeordnet, bilden meistens zwei, auch nur eine oder drei Lagen, schließen eng zu-

---

fère des *Euphorbiacées*, *Urticacées*, *Apocynées* et *Asclépiadées*. (Annales des sciences nat. Botanique. Sér. 7. Tom. 14. 1891. S. 1. Nach dem Referat von L. Klein, Botanisches Centralblatt. Bd. 48. 1891. S. 334.)

[1]) Mayus, Oscar, Beiträge über den Verlauf der Milchröhren in den Blättern. (Beihefte zum Botanischen Centralblatt. Band 18. 1905. S. 271.)

[2]) Mayus, O., l. c. S. 281.

sammen und auch an die angrenzenden Parenchymzellen (Fig. 16 A). Die einzelnen Bastzellen sind von langgestreckter, spindelförmiger Gestalt mit pfriemenförmig zugespitzten Enden; ihre Wandungen sind gleichmäßig stark verdickt. Das Lumen ist sehr klein, manchmal ganz verengt. Die Mittellamellen sind zart und heben sich deutlich von den sekundären Verdickungen, welche eine regelmäßige Schichtung erkennen lassen, ab (Fig. 16, *bz*). Manchmal findet man an den Bastzellen lokale Erweiterungen, welche Protoplasma eingekapselt haben[1]) (Fig. 16 B). Die von Treiber[2]) für die

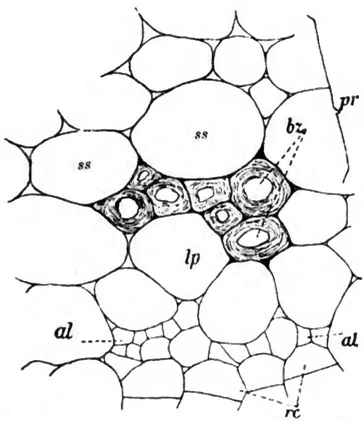


Fig. 16 A. Bastgruppe und die angrenzenden Gewebe.

bz Bastzellen, *pr* primäre Rinde, *lp* Leptomparenchym, *al* äusseres Leptom, *rc* Reihencambium.

Vergr. $^{600}/_{1}$.



Fig. 16 B. Lokale Anschwellungen von Bastzellen mit eingekapseltem Protoplasma.

Vergr. $^{135}/_{1}$

Bastzellen, welche nach seinen Angaben allen *Asclepiadaceen* eigen sind, erwähnte Reaktion (mit Jod in Jodkalilösung hell-ziegelrote Färbung), stimmt auch für *Ceropegia Woodii*, außerdem färben sie sich mit Chlorzinkjod etwas dunkler und werden nach längerem Einwirken dunkelrot. Mit Jod und nachträglicher Zugabe von konzentrierter Schwefelsäure tritt Hellblaufärbung ein. Es ist noch zu bemerken, daß die Bastzellen sich in den Stengelknoten nicht finden; sie fehlen dort, wo der Hohlzylinder des Gefäßbündels sich in vier Teile spaltet und zwei von ihnen in die Blattstiele übergehen.

[1]) Vergleiche Krabbe, G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XVIII. 1887. Heft III. S. 346.)

[2]) Treiber, K., l. c. S. 245.

An die Bastgruppen grenzt nach innen eine Parenchymscheide, welche, weil sie sich an das äußere Leptom anlegt, als Leptomparenchym bezeichnet werden kann (Fig. 7, *lp*). Dasselbe besteht aus einem Ring von parenchymatischen Zellen in ein bis zwei Lagen. Die Zellen sind im Allgemeinen etwas kleiner als die der primären Rinde, auch abgerundet, aber meistens oval; sie lassen kleine Interzellularen, in welche auch die Milchröhren hineinwachsen, zwischen sich. Im Längsschnitt sind sie gestreckter als die übrigen Parenchymzellen. Sie führen reichlich Stärke und besitzen auch etwas Chlorophyll.

Das Leptom, welches als äußeres und inneres auftritt, besteht aus ziemlich engen an den Siebplatten etwas erweiterten

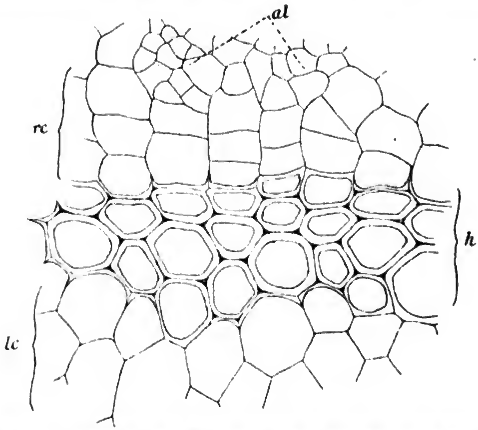


Fig. 17. Reihencambium, Hadrom und die angrenzenden Gewebe.
rc Reihencambium, *h* Hadrom, *al* äusseres Leptom, *lc* Leptomcambium. Vergr. $^{400}/_1$.

Siebröhren, englumigen und langgestreckten Geleitzellen und Cambiformzellen. Kristalle wurden nicht gefunden, wie auch Treiber[1]) dieselben nur als bei den *Periploceae* vorkommend angibt.

Das äußere Leptom ist zu Gruppen im Kreise angeordnet (Fig. 7, *al*); diese sind durch eine oder zwei Parenchymzellen voneinander getrennt. Es behält seinen ursprünglichen Zustand auch später bei und zeigt im Gegensatz zum inneren Leptom vom Cambium aus keine nennenswerte sekundäre Zunahme (Fig. 16 A, *al*). Es wird vom Hadrom durch den geschlossenen Ring des Reihencambiums (Fig. 9, *rc*) geschieden.

Das Reihencambium besteht meistens aus viereckigen, sehr

[1]) Treiber, l. c. S. 306.

dünnwandigen, dicht aneinanderstoßenden Zellen und setzt sich in jüngeren Internodien aus wenigen Lagen von Zellen zusammen, die aber lebhafte Teilung zeigen, und in älteren Internodien häufig viele Schichten aufweisen. Seine Zellen sind immer, wie der Name es schon andeutet, in Reihen angeordnet. Im Längsschnitt erscheint es schmal, langgestreckt, mit sehr wenig schiefgestellten Querwänden. Dasselbe erzeugt nach innen das sekundäre Hadrom und nach außen kaum merklich das sekundäre äußere Leptom.

Vor der Besprechung des Hadromringes möge das innere Leptom, welches von Mohl[1]) entdeckt und von Petersen[2]) als charakteristisch für die *Asclepiadaceen* erkannt wurde, mit dem

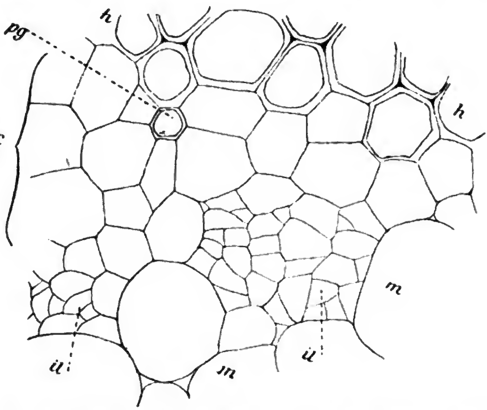


Fig. 18. Leptomcambium, inneres Leptom und die angrenzenden Gewebe.
_lc_ Leptomcambium, _il_ inneres Leptom, _m_ Mark, _h_ Hadrom, _pg_ primäres Gefäß. Vergr. $^{400}/_{1}$.

Leptomcambium folgen. Das innere Leptom bildet keinen Ring, sondern ist an vier Stellen vorhanden, entsprechend der elliptischen Gestalt des Markes, und zwar finden sich zwei größere Partien an den Enden der kurzen Achse der Ellipse (Fig. 7, *gil*) und zwei kleinere an den Enden der langen Achse (*kil*). Die beiden großen Teile entsprechen auch den zwei stärker entwickelten Abschnitten des Hadroms. Zwischen den vier Teilen des innern Leptoms und dem Hadromringe hat sich aus dem Procambium das Leptomcambium differenziert, welches Treiber so benannt hat, weil es

---

[1]) v. Mohl, Hugo, l. c. S. 890.

[2]) Petersen, O. G., Über das Auftreten bicollateraler Gefäßbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Wert derselben für die Systematik. (Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. Band 3. 1882. S. 384.)

nach außen hin keinerlei Gewebe produziert[1]). Die vier Leptomteile mit ihren Cambien sind von einander durch Markhörner getrennt, welche bis zum Hadrom reichen und eine Breite von meistens zwei oder drei Zellen besitzen, manchmal auch mehr (Fig. 7, *mh*). In jüngern Internodien sind die vier Leptomteile nicht zusammenhängend, sondern bilden Gruppen, welche durch Parenchymzellen getrennt sind (Fig. 18, *il*), die beiden großen Teile meistens fünf, sechs, auch mehr oder weniger, die beiden kleinen fast immer je zwei Gruppen. Früh beginnt jedoch das Leptomcambium mit seiner Tätigkeit und scheidet das sekundäre Leptom ab, namentlich an den zwei großen Gruppen, sodaß sich die Gruppen vereinigen und die an das Mark stoßenden Leptomzellen zerdrückt werden und kaum noch ein Lumen erkennen lassen. Nach der Vereinigung bilden die beiden großen Teile des Leptoms zwei Bogen, welche mit ihren Konvexseiten einander zugekehrt sind. Die beiden kleineren Teile dagegen bleiben länger unzerdrückt; die Tätigkeit des Cambiums ist auch hier eine geringere, die beiden Gruppen bleiben länger unvereinigt. Die Bestandteile des inneren Leptoms sind dieselben, wie die des äußeren, dagegen unterscheidet sich das Leptomcambium wesentlich von dem Reihencambium. Vor allem ist seine beschränkte Tätigkeit hervorzuheben; es dient lediglich dazu, das innere Leptom zu vermehren, und nimmt an keinen weiteren sekundären Bildungen Anteil. Die Gestalt der Zellen ist auch eine andere, als im Reihencambium; sie sind meistens sechseckig und größer (Fig. 18, *lc*); im Längsschnitt auch gestreckt, aber etwas breiter.

Die primären Gefäße des Hadroms werden an vier Stellen kreuzständig angelegt; dann treten auch einzelne dazwischen auf; ihre Membranen sind ringförmig auch spiralig verdickt. Später bildet sich vom Cambium ein gleichmäßiger sekundärer Hadromring; die primären Gefäße liegen nach innen in dem Leptomcambium (Fig. 18, *pg*); welches aus zwei bis drei Zelllagen besteht; dasselbe zeigt in jüngeren Internodien keine Unregelmäßigkeit in seinem Bau, sondern ist überall gleich stark. Erst später werden zwei Stellen in der Weiterausbildung bevorzugt; es sind immer die, welche den größeren Teilen des inneren Leptoms gegenüberliegen, also auch in der kleinen Achse der Markellipse sich befinden. Hier wird zunächst nach außen vom Ring je ein Gefäß angelegt (Fig. 7, *g*), worauf sich noch mehrere bilden, sodaß zwei starke Wülste am Ring entstehen, die sich hauptsächlich aus Tracheen aufbauen. Die übrigen Abschnitte des Ringes erfahren zu dieser Zeit schon keine weitere Vergrößerung mehr, sodaß die beiden stark entwickelten Teile durch dünne, gleichmäßige Bogen verbunden bleiben. Diese bestehen im Gegensatz zu den stark entwickelten Gefäßteilen aus Tracheiden, welche mit Hoftüpfeln besetzt sind (die Tracheen zeigen einfache Perforation)[2]). Echtes

[1]) Treiber, K., l. c. S. 247.

[2]) Vergleiche Solereder, H., Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den *Dicotyledonen*. (Inaugural-Dissertation.) München 1885. Seite 19 u. 175.

Libriform fehlt. Das Reihencambium schließt an das Hadrom überall dicht an. Der innere Bau ist also ein bilateraler.

Von je einem Internodium zum andern alternieren die langen Achsen der Markellipse mit den kleinen, sodaß in zwei aufeinander folgenden Internodien dieselben Achsen aufeinander senkrecht stehen; ebenso erfahren im Knoten die großen und kleinen Teile des inneren Leptoms, sowie die stark entwickelten Gefäßteile des Hadromringes eine Drehung um 90°. Diese Drehung erfolgt im Knoten auf folgende Weise: Im unteren Abschnitt des Knotens teilt sich das Gefäßbündel in vier Gruppen (wenn ein floraler Zweig entspringt in fünf, Fig. 19), in zwei größere, welche der kurzen Achse der Markellipse, dem großen Teile des inneren Lep-

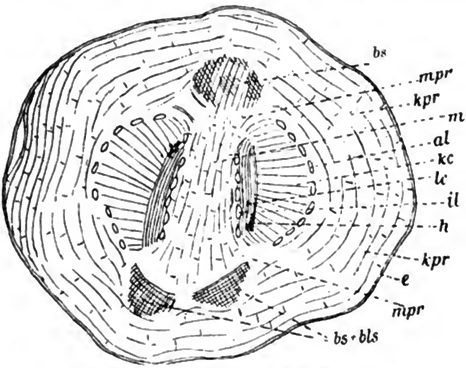


Fig. 19. Querschnitt durch ein kleines Knöllchen.
e Epidermis, *kpr* primäre Rinde des Knöllchens, *m* Mark, *mpr* Verbindungsstellen der primären Rinde und des Markes, *bs* Blattstielstränge, *bls* Blütenstielstrang, *al* äußeres Leptom, *kc* Knöllchencambium, *h* Hadrom, *lc* Leptomcambium, *il* inneres Leptom. Vergr. $^{26}/_{1}$ (schematisch).

toms und dem stark entwickelten Gefäßteile des Hadromringes entsprechen, und zwei kleine mit der langen Achse der Markellipse, den kleinen Teilen des inneren Leptoms und den gleichmäßig entwickelten Verbindungsbogen des Hadromringes korrespondierende. Die beiden kleineren Gruppen nehmen einen seitlichen Verlauf (Fig. 19, *bs* u. *bls*) und gehen in die gegenständigen Blätter über. Dadurch wird die Markellipse viel länger gestrekt, und die vier Markhörner verbinden sich mit der primären Rinde (Fig. 19, *mpr*); hier tritt eine reiche Verzweigung auf, auch eine Verbindung des Milchröhrensystems, wodurch sich die im Internodium isoliert verlaufenden Mark- und Rindenmilchröhren vereinigen. Wenn ein floraler Sproß aus dem Knoten entspringt, so nimmt sein Gefäßbündel auch aus einer der kleinen Gruppen den Ursprung; es entspringt nämlich aus einem Knoten nur immer ein floraler Sproß. Die

größeren Gruppen des Gefäßbündels, aus welchen die Adventivwurzeln und zum Teil die Knöllchenverdickung, wenigstens an der Zerklüftungsstelle des Knotens, sich bilden, erfahren sofort in dem Maße, als sich die kleinen Gruppen seitlich nach oben in die Blattstiele begeben eine Vierteldrehung, also um 90°; und noch im

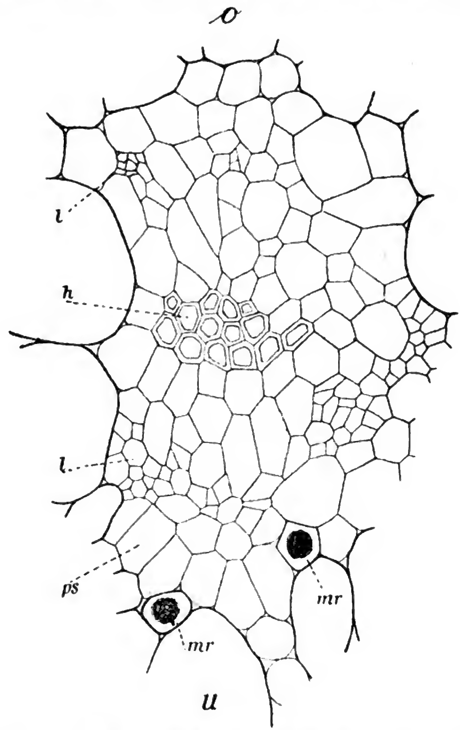


Fig. 20. Querschnitt eines Hauptnervs.
o Blattoberseite, u Blattunterseite, mr Milchröhren, ps Schutzscheide, l Leptom, h Hadrom. Vergr. 400/1.

Knoten kommen sie über die Stelle zu liegen, wo die Blätter entspringen. Dabei bildet sich das Gefäßbündel wieder zum Hohlzylinder aus, der dem des unteren Knotens gleichwertig, nur in allen Teilen um 90° verschoben ist. Daß die kleine und große Achse des Markzylinders dadurch auch eine Drehung erfahren und

die entsprechenden Achsen auf einander senkrecht stehen müssen, ergibt sich aus dem vorher Gesagten.

Im Blattstiel sind drei Gefäßbündel vorhanden: ein zentraler Hauptstrang und zwei seitliche Nebenstränge, welche rechts und links von der Blattfurche liegen (Fig. 13). Die Gefäßbündel sind von einer einschichtigen Parenchymscheide umschlossen, welche sich nur sehr wenig von dem Grundparenchym unterscheidet. Ihre Zellen schließen dichter zusammen und weisen etwas weniger Chlorophyll auf, dagegen mehr Stärke. Die Gefäßbündel sind nach dem bicollateralen Typus gebaut. Zu innerst liegt das Hadrom, dessen Teile unregelmäßig zerstreut sind; an die Parenchymscheide grenzt das Leptom, in Gruppen angeordnet, die durch ein bis zwei Parenchymzellen getrennt sind; es bildet also einen unterbrochenen Ring. Auf der Seite, welche dem äußeren Leptom im Stengel entspricht, ist hier das Leptom stärker entwickelt als auf der gegenüberliegenden, die ins innere Leptom des Stengels übergeht. Zwischen dem Gefäß- und Siebteil liegt das Cambium. Die Beschaffenheit und das Aussehen der einzelnen Teile der Gefäßbündel sind ähnlich denen des Internodiums.

Der Hauptstielstrang tritt als Hauptnerv, die beiden Nebenstielstränge als Seitennerven in das Blatt ein. Alle drei verzweigen sich reichlich in miteinander anastomosierende Nerven verschiedener Ordnung (Fig. 26). Das Blatt ist also netznervig. Was den Bau der Nerven anbetrifft, so kehren die Verhältnisse der Bicollarität wieder. Die Figur 20, welche den Hauptnerv darstellt, zeigt, daß die Schutzscheide keinen kontinuierlichen Ring darstellt, sondern auf zwei Stellen beschränkt ist, welche der Ober- und der Unterseite des Blattes zugekehrt sind. Zu innerst liegt das Hadrom, ein Bündel bildend; um dieses herum, ebenso wie beim Blattstiel, das Cambium; zwischen diesem und der Parenchymscheide das Leptom, welches viel stärker auf der Ober- als auf der Unterseite entwickelt ist; also kehren dieselben Verhältnisse wieder wie im Blattstiel, nur noch in verstärktem Maße.

4. **Knöllchenbildung.**

Wie schon in dem Abschnitt über äußere Morphologie gesagt wurde, entwickeln sich normal die Knoten zu Knöllchen; aber auch andere Organe der Pflanze, so Internodien, Blattstiele und Blattspreiten, können durch entsprechende Behandlung, so durch Verdunkelung und Abtrennung zur Knöllchenbildung veranlaßt werden. Die Figur 19 stellt schematisch einen Querschnitt durch ein kleines Knotenknöllchen dar, aus demselben ist zu ersehen, daß das Cambium und die primäre Rinde es vornehmlich sind, welche in Teilung gehen und die Verdickung verursachen; das Mark, Hadrom und die Leptome nehmen keinen merklichen Anteil, was auch aus der Darstellung der folgenden Figuren hervorgehen wird. Daß das Mark, Hadrom und die Leptome an der Knöllchenbildung nicht beteiligt sind, zeigen deutlich die Figuren 21 und 22 (Querschnitte

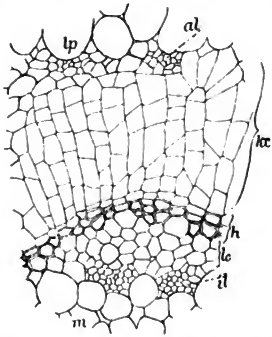


Fig. 21. Querschnitt durch einen Teil eines verdickten Internodiums.

lp **Leptomparenchym,** ***al*** **äußeres Leptom,** ***kc*** **Knöllchencambium,** ***h*** **Hadrom,** ***lc*** **Leptom cambium,** ***il*** **Inneres Leptom,** ***m*** **Mark.**

Vergr. $^{80}/_{1}$.

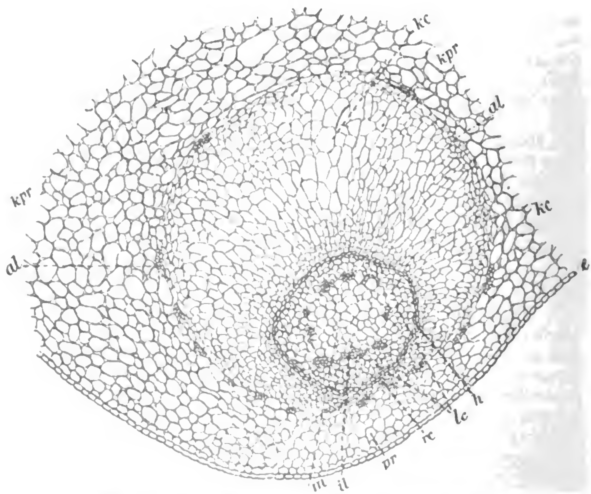


Fig. 22. Querschnitt durch ein verdicktes Internodium.

e **Epidermis,** ***pr*** **primäre Rinde,** ***kpr*** **primäre Rinde des Knöllchens,** ***al*** **äußeres Leptom,** ***rc*** **Reihencambium,** ***kc*** **Knöllchencambium,** ***il*** **Inneres Leptom,** ***m*** **Mark.**

Vergr. $^{45}/_{1}$.

durch verdickte Internodien). Der Hadromring (Fig. 22, *h*) ist nicht gesprengt, also konnten das Mark wie die anderen von ihm eingeschlossenen Zellgruppen nicht in Teilung gegangen sein. Das Cambium erfährt eine lebhafte Teilung durch Tangentialwände, sodaß eine radiale Strahlung entsteht (Fig. 21, *kc*). Das äußere Leptom (Figg. 21 und 22, *al*) wird durch das Knöllchencambium, in dem Maße wie dieses sich geteilt hat, von dem Hadrom getrennt. Die einzelnen äußeren Leptomgruppen (Fig. 22, *al*) entfernen sich voneinander, entsprechend der weiteren Vermehrung des Knöllchencambiums, immer mehr; die Zahl der Gruppen nimmt

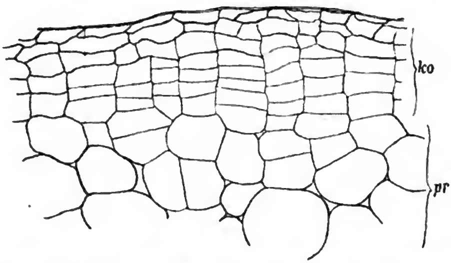


Fig. 23. Querschnitt durch ein Knöllchen mit Korkbildung. *ko* Korkzellen, *pr* primäre Rinde. Vergr. 100/1.

nicht zu, wie auch die Anzahl der Leptomzellen. Die primäre Rinde nimmt außer dem Cambium einen regen Anteil bei der Knöllchenbildung; ihre Zellen teilen sich lebhaft, nehmen auch an Größe zu (Fig. 22, *kpr*).

Durch die in die Dicke wachsenden Sproßteile wird die Epidermis gedehnt und bald gesprengt. Es bildet sich an Stelle dieser ein Phellogen aus, welches durch tangentiale Wände nach außen tafelförmig gestaltete, zusammenschließende, in radialen Reihen angeordnete Zellen abgibt; welches die Korkzellen sind (Fig. 23, *ko*); dieselben bewirken die dunkelgraue Färbung der Knöllchen.

C. Kulturversuche.

I. Versuchszweck und Versuchsanstellung.

Wie schon im ersten Teil bemerkt, bildet *Ceropegia Woodii* Schlechter an den Knoten Stengelknöllchen und Beiwurzeln, welch letztere bei frei in der Luft herabhängenden Pflanzen ein beschränktes Wachstum haben und durchschnittlich nur 1 mm lang werden. Ferner wurde erwähnt, daß die Pflanze bei ungestörtem

Gedeihen nur mit einem Vegetationspunkt weiter wächst, also nur langgestreckte, unverzweigte, bis mehrere Meter lange Sprosse darstellt.

Außer der Feststellung der anatomischen Verhältnisse war mir die Aufgabe gestellt worden, die Bedingungen der Knöllchenbildung, des Austreibens der Beiwurzeln, der Achselknospen und schließlich die Bedeutung der Knöllchen für die Vermehrung festzustellen.

Was die Versuchsanstellung für diese kurz angegebenen Hauptfragen, welchen sich im Laufe der Ausführung noch weitere hinzugesellten, so die Frage nach der Erzeugung von Knöllchen und anderen Bildungen durch andere Sproßteile als Knoten (Internodien, Blattstiele, -spreiten etc.) anbetrifft, so wurde dieselbe in später zu beschreibender Weise variiert.

Bei Beginn der experimentellen Untersuchungen mußte in erster Linie für ein genügendes Material von Sprossen gesorgt werden, was jedoch nicht schwierig war, da die Beschaffenheit der Pflanze es ohne große Mühe erlaubt, durch Zerschneiden in soviel Stücke, als Knoten vorhanden sind, und Aussetzen derselben in feucht gehaltene Kulturerde, in nicht langer Zeit lange und kräftige Sprosse zu bekommen. Gerade diese jungen Sprosse bieten das geeignetste Material für Versuche, da bei ihnen die Knöllchenbildung noch wenig oder garnicht begonnen hat.

Die Ausführung der Kulturen war, von Details vorläufig abgesehen, folgende: Bei schon längere Zeit in Töpfen vegetierenden Pflanzen wurden bei den einen alle Knoten und Vegetationsspitzen der herunterhängenden Sprosse eingegipst, bei andern nur die Sproßspitzen, und drittens wurden normal weiter wachsende als Vergleichsobjekte zugezogen. Darauf wurden Sprosse mit ihren Grundknollen und reichlichem Wurzelwerk in Kulturkisten, welche mit derselben Erde ausgefüllt waren, wie die Töpfe, so eingepflanzt, daß die Sprosse auf der Erde lagen. Bei je zwei Sprossen wurden hier eingegipst: 1. alle Knoten und Vegetationsspitzen, 2. nur die Vegetationsspitzen und 3. nichts. Diese Versuche wurden sowohl im Licht, als in der Dunkelkammer ausgeführt, die frühere Serie von Topfversuchen hingegen nur bei Lichtzutritt. Nun folgten Versuche mit abgeschnittenen Sprossen, die also keine Grundknollen besaßen, in Wasser und Nährsalzlösungen (Fig. 1, Taf. IX). Es wurden auch hier immer Kulturen bei Lichtzutritt und in der Dunkelkammer, sowie auch bei nur teilweiser Verdunkelung angestellt. Als Lösungen wurden Zucker-, Glyzerin-, anorganische Nährsalzlösungen und Leitungswasser verwendet. Gleichzeitig mit diesen Versuchen wurden auch abgeschnittene Sprosse, in Glashäfen auf Wasser und den oben genannten Lösungen schwimmend, bei Tageslicht und Lichtabschluß der Beobachtung unterworfen. Es möge jedoch gleich hier bemerkt werden, daß diese letztgenannten Kulturen zu keinem stichhaltigen Resultat führten, da die Sprosse oder einzelne Sproßteile zu schnell zugrunde gingen. Diese Versuche verfolgten in erster Linie den Zweck, festzustellen,

welche Lösung die Knöllchen- und Beiwurzelbildung begünstige und ob dabei Belichtung respektive Verdunkelung von Einfluß sei.

Um weitere Einsicht in das Verhalten der *Ceropegia* zu bekommen, wurden auch kleinere Sproßteile auf ihre Regenerationsfähigkeit geprüft. Dies geschah vor allen Dingen auf Sand, welcher mit genügend Nährstoffen durchtränkt war, und zwar bei Lichtabschluß und Lichtzutritt. Zugleich wurden einzelne Sproßteile auch auf Wasser und Lösungen gelegt. Schon hier möge das Regenerieren der Blätter, welche manche Eigentümlichkeiten in der Knöllchen- wie Wurzelbildung zeigten, hervorgehoben sein.

II. Versuche mit ganzen Pflanzen in Erde.

1. Sprosse frei herabhängend.

Es ist außerordentlich häufig, daß Organanlagen bei Pflanzen sich beim ungestörten Verlauf der Entwickelung nicht entfalten. Sie verbleiben vielmehr als schlummernde Knospen und werden nur unter bestimmten Bedingungen zur Weiterentwickelung angeregt. Dieses Verhalten trifft bei der behandelten Pflanze in hohem Maße zu. Sie besitzt in jeder Blattachsel schlummernde Seitensproßknospen, welche bei frei herabhängenden Sprossen sich nicht entwickeln. Die zuerst angestellten Versuche verfolgten unter anderm auch die Aufgabe, festzustellen, inwieweit und wann sich diese Knospen zu Seitensprossen entwickeln; doch kann diese Frage hier nicht erschöpfend behandelt, sondern nur in bestimmter Richtung erörtert werden; es wird in späteren Kapiteln noch einiges zu berücksichtigen sein.

Ältere Pflanzen — damit soll gesagt werden, daß es nicht Sprosse waren, welche während der Versuchszeit gewachsen waren, wie jene, welche in den späteren Versuchen ausschließlich zur Verwendung kamen, sondern solche, die schon seit geraumer Zeit in den Töpfen kultiviert worden waren und an ihrem dichten Wurzelwerk leicht als solche erkannt werden konnten — wurden in ihren Töpfen gelassen und die frei herabhängenden Sprosse bei Lichtzutritt auf das Entfalten der Achselknospen geprüft. Die Sprosse hatten Grundknollen von durchschnittlich 1,5 bis 2 cm Durchmesser; gewöhnlich gehörten einer Knolle ein oder zwei Sprosse an. Zum Versuche wurden drei Töpfe mit lauter unverzweigten Sprossen verwendet. In Topf No. 1, welcher sieben Sprosse hatte, wurden alle Vegetationsspitzen vergipst. Beim Topf No. 2 mit sechs Sprossen wurden alle Vegetationsspitzen und Knoten vergipst, und beim dritten Topf das Wachstum ungestört gelassen. Es braucht wohl kaum bemerkt zu werden, daß den Versuchspflanzen genügend Nährstoffe und Wasser gegeben wurde, wie auch die warme und feuchte Gewächshausluft für sie eine günstige Stätte zum Vegetieren repräsentierte. Ihr Verhalten wurde vom 17. Mai bis zum 5. August verfolgt. Das Resultat mit Topf No. 1 war folgendes:

Tabelle No. 1.

Knoten No.	Spross No. 1.	Spross No. 2.	Spross No. 3.	Spross No. 4.	Spross No. 5.	Spross No. 6.	Spross No. 7.
1	0	0	0	0	0	0	0
2	1	1	1	0	0	2	0
3	0	0	0	0	1		0
4	2	2	1	0	2		0
5	2		2	1	0		2
6				2	0		
7				2			

In der ersten Kolonne sind die Knoten angegeben, von der Basis bis zur Spitze gerechnet, die Vegetationsspitze nicht mitgezählt, und in den wagerechten Reihen die Anzahl der zur Entwickelung gelangten Achselknospen an den entsprechenden Knoten. Die vergipsten Vegetationsspitzen haben anfangs häufig den Gips zersprengt, wurden aber immer von neuem eingegipst, sodaß keine weiter gewachsen ist, obgleich die meisten am Ende des Versuchs noch lebenskräftig waren und nach Entfernung des Gipses ihr Wachstum fortsetzten, doch nicht mit voriger Schnelligkeit und Regelmäßigkeit; sie verkümmerten mehr und mehr.

Die Korrelation zwischen Wachstum der Achselknospen und der Sproßspitzen kam bei Hemmung der Weiterentwickelung der letztern schon nach zwölf Tagen dadurch zum Ausdruck, daß die Achselknospen austrieben. Durch Vergipsen der zuerst ausgetriebenen wurde ein Entwickeln von weiteren Achselknospen bewirkt. Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, sind aus dem der Vegetationsspitze am nächsten gelegenen Knoten immer die zwei Achselknospen des Blattpaares zur Entfaltung gekommen; sie waren es auch, welche zuerst austrieben. Erst durch Hemmung ihres weiteren Wachstums hat die korrelative Wirkung die weiteren Anlagen zur Entfaltung gebracht. Aus diesem Verhalten der Achselknospen ist deutlich zu erkennen, daß bei dem Auswachsen der Knospen die Korrelation mit der Vegetationsspitze, wie der Knospen untereinander eine maßgebende Rolle spielt, und daß die Reaktion zuerst bei den der Vegetationsspitze nächstliegenden Achselknospen einsetzt und erst später auf die folgenden übergreift, also der Strom der zur Sproßbildung verwendbaren Stoffe allmählich gezwungen wird, den tiefer gelegenen Knospen zuzuströmen. Man könnte noch die nicht zur Entfaltung gelangten Achselknospen zum Austreiben zwingen; doch wurde der Versuch unterbrochen, weil die schon ausgetriebenen Seitensprosse sehr häufig den Gips zersprengten und in einer einzigen Nacht ein Blattpaar entwickelten, und sodann die Achselknospen der Seitensprosse austrieben.

Topf No. 2, an dessen Sprossen alle Knoten und Vegetationsspitzen vergipst wurden, zeigte hingegen ein ganz anderes Ver-

halten. Er hatte sechs Sprosse von ähnlicher Beschaffenheit wie die im Topfe No. 1. Da hier aber durch das Vergipsen nicht nur das Weiterwachstum der Vegetationsspitze, sondern auch das Entfalten der Achselsprosse verhindert wurde, so mußten entweder Adventiosprosse aus anderen Organen der Sprosse sich entwickeln, oder, was auch vermutet wurde, neue Sprosse aus der Grundknolle austreiben. Nur an drei Knoten aller Sprosse — was jedoch ohne Bedeutung ist — haben sich Achselknospen entwickelt, weil der Gips durch die sich zu Knöllchen entwickelten Knoten sehr häufig gesprengt wurde. Wo jedoch die Versuche keine Störung erlitten, verwirklichte sich die zweite der oben genannten Vermutungen, d. h. aus der Grundknolle begannen neue Sprosse auszutreiben, und zwar dauerte es bei der Wachstumshemmung aller sproßerzeugenden Teile längere Zeit, volle 18 Tage, bis die Sproßbildung an der Grundknolle begann. Nach und nach trieb die Grundknolle eines jeden der sechs Sprosse einen neuen Sproß aus; aus einer Grundknolle gingen sogar deren zwei hervor. Sie wurden ebenfalls alle vergipst, zeigten aber eine größere Kraft und machten sich häufig von ihrem Verbande los, sodaß einige Blätter sich entfalten konnten, obschon der Gipsverband täglich erneuert wurde. Es kam auch vor, daß die Vegetationsspitzen sich in der Gipshaube umbogen und rückwärts herauszwängten. Infolge des Außerfunktionsetzens der ursprünglichen Sprosse fingen diese an zu welken und verloren zuletzt alle Blätter; nur die neu gebildeten, kräftigen Sprosse blieben am Leben und trieben sogar Seitensprosse, obgleich ihre Knoten vergipst worden waren. Aus anderen Organen der Pflanze sind während der ganzen Versuchsdauer niemals neue Sprosse hervorgegangen, immer nur aus den Achselknospen, worauf später nochmals eingegangen werden wird. Die Grundknollen, aus welchen sich die neuen Sprosse entwickelten, sind ja auch nichts anderes als umgebildete Knoten.

Beim dritten Topf, wo die Sprosse unbehindert weiter wachsen konnten, ist keine einzige Achselknospe zur Entfaltung gekommen; die Sprosse erreichten eine ziemliche Länge und stellten je einen einzigen Fadensproß dar. Auch aus der Grundknolle trieben keine neuen Sprosse.

Was die Knöllchen- und Beiwurzelbildung bei diesen oben besprochenen Versuchen anbetrifft, so kann hier nur eine allgemeine Betrachtung folgen, zahlenmäßige Angaben werden bei späteren Versuchen geboten. Zwischen Topf No. 1 und No. 2 war in der Entwickelung der Knöllchen und Beiwurzeln anfangs kein Unterschied zu konstatieren. Erst eine länger andauernde Verhinderung der Achselknospenentfaltung, also auch des Verbrauchs der Baustoffe, hatte zur Folge, daß, im Gegensatz zu Topf No. 3, die sich anhäufenden Nährstoffe der Sprosse von Topf No. 1 Neubildungen hervorriefen. Es wurden nämlich hier eine größere Anzahl von Knoten zu Knöllchen verdickt und, Hand in Hand damit, auch mehr Beiwurzeln erzeugt.

Bei den Sprossen des Topfes No. 2, wo alle Knoten vergipst waren, ließ sich schon viel früher ein stärkerer Zuwachs der

Knoten erkennen als bei den anderen Töpfen. Dies hat wohl seinen Grund darin, daß von vornherein ein Austreiben der Achselknospen verhindert wurde und die aufgenommenen und verarbeiteten Stoffe der Knöllchen- und Beiwurzelbildung zu Gute kamen. Die Expansionskraft der an Umfang zunehmenden Knöllchen war auch eine viel größere als die der Achselknospen; daher waren sie auch imstande, die Gipskruste zu zersprengen und sich zu vergrößern. Infolge des fortwährenden erneuten Eingipsens nehmen aber die Sprosse an Lebenskraft ab und fangen an zu welken; die Blätter fallen ab, und die weitere Entwickelung der Knöllchen hört auf. An anderen Teilen der Pflanze (Blätter, Sproßinternodien) ist weder Verdickung noch Beiwurzelbildung erfolgt.

2. Sprosse auf Erde liegend.

In unseren Gewächshäusern wird *Ceropegia Woodii* Schlechter als frei in der Luft hängende Pflanze gezüchtet; in Wirklichkeit ist sie aber, wie gleich am Anfang gesagt wurde, eine an Felsen herabkriechende Pflanze. Man kann sie auch nicht als orthotrop ansehen, obgleich sie senkrecht nach unten wächst; denn dies erfolgt nur, wenn sie keine Unterlage findet und ist alsdann durch ihre Zartheit und den langen, fadenförmigen Bau bedingt. Sie ist vielmehr plagiotrop, gedeiht auch kräftiger und üppiger, wenn man sie kriechend auf Erde wachsen läßt. Um ihr Verhalten auch in dieser Form des Vegetierens kennen zu lernen und wenigstens ein Urteil darüber zu bekommen, wie sie in Wirklichkeit in der freien Natur gedeiht, wurden Sprosse mit bewurzelten Grundknollen in Kulturkästen, welche mit humus- und nährstoffreicher Erde gefüllt waren, so eingepflanzt, daß die Sprosse horizontal auf die Erde zu liegen kamen. Diese Versuche hatten auch den Zweck, noch andere wichtige Fragen zu prüfen, weswegen sie mehrfach variiert wurden. Es wurden wieder Parallelversuche im Tageslicht und bei völligem Lichtabschluß ausgeführt. Die Versuchsdauer umfaßte die Zeit vom 26. Mai bis zum 10. August 1905. Bei zwei ersten Sprossen mit je einer Grundknolle wurde sowohl bei der Licht-, als auch bei der Dunkelkultur nichts vergipst; bei je zwei anderen wurden nur alle Vegetationsspitzen, und bei einem dritten Paar die Vegetationsspitzen und alle Knoten in Gips verpackt. Dazu wurden möglichst gleiche Exemplare ausgesucht, alle stammten vom laufenden Jahre, weswegen die Knöllchen- und Beiwurzelbildung bei ihnen noch wenig oder gar nicht begonnen hatte. Die Sprosse waren durchschnittlich 25 cm lang und zählten acht bis zwölf Knoten. Zuerst mögen die Versuche in Licht und dann die im Dunkeln folgen, nebst einem Vergleich der beiden Kulturreihen.

a. Versuche am Licht.

A. Das Wachstum der beiden unvergipsten Sprosse war anfangs identisch mit dem der aus Töpfen frei herunterhängenden; die Sprosse wuchsen nur mit einer Vegetationsspitze weiter, wie auch die Entwickelung der Knoten zu Knöllchen und die Bei-

wurzelbildung mit den Topfpflanzen übereinstimmte. Die Beiwurzeln blieben jedoch nicht auf einem bestimmten Stadium stehen, wie bei den hängenden Sprossen, sondern entwickelten sich weiter und bildeten kräftige, auch verzweigte Wurzeln in der Erde.

Wie schon früher bemerkt, beginnt die Knöllchenentwickelung mit der Anlage von zwei Beiwurzeln, welche in den Zwischenräumen zwischen den Ansatzstellen der Blätter entspringen. Diesem Verhalten entsprechend wuchsen aus einem Knoten fast immer zwei Wurzeln in den Boden, auch später nicht mehr. Die Ausbildung der Knoten zu Knöllchen war an angewurzelten Knoten eine weitaus bevorzugte, sodaß sich hier mit der Zeit starke Knöllchen entwickelten.

Ebenfalls verschieden von den frei herabhängenden Pflanzen war das Verhalten inbezug auf das Austreiben der Achselknospen. Es entwickelte sich nämlich oft eine ganze Anzahl und sie wurden zu starken Seitensprossen, welche an Wachstum den Hauptsproß übertrafen. Um ein klares Bild über das Gesagte zu bekommen, mögen einige Versuchsergebnisse tabellarisch zusammengestellt folgen:

Tabelle No. 2.

Datum	Sproß No. 1.					Sproß No. 2.				
	Knotenzahl des Hauptsprosses	Entwickelte Beiwurzeln		Ausgetriebene Achselknospen		Knotenzahl des Hauptsprosses	Entwickelte Beiwurzeln		Ausgetriebene Achselknospen	
		Am Knoten No.	Ihre Zahl	Am Knoten No.	Knotenzahl der Seitensprosse		Am Knoten No.	Ihre Zahl	Am Knoten No.	Knotenzahl der Seitensprosse
26. V.	12	0	0	0	0	11	0	0	0	0
10. VI.	14	7 9	1 1	7	1	13	6 8	1 1	6	2
28. VI.	15	7 8 9	2 2 2	6 7 8 9 10	4 3 4 1 2	17	6 7 8	2 2 1	4 5 6 10	4 2 7 1
10. VIII.	17	7 8 9 10	3 2 2 2	6 7 8 9 10 11	10 9 11 1 8 1	19	6 7 8 10	2 2 1 1	4 5 6 10	11 5 12 3

In gleicher Höhe mit der Knotennummer des Hauptsprosses ist die Anzahl der in die Erde gewachsenen Beiwurzeln und die Zahl der Knoten der Seitensprosse angegeben. Es möge gleich hervorgehoben werden, daß die Achselknospen erst dann austreiben, wenn schon Beiwurzeln entwickelt waren. Ihr Entfalten ist auch nicht anders zu erklären als dadurch, daß sie durch die am selben Knoten entsprungenen Beiwurzeln eine stärkere und schnellere Zufuhr von Nährstoffen erhielten. Die Blätter des Hauptsprosses, wie auch später die der Seitensprosse, erreichten viel größere

Dimensionen als die der hängend kultivierten Individuen, weswegen sie auch mehr Assimilate produzieren, und diese zum kräftigen Aufbau und zum Austreiben der Knospen verwendet werden konnten. Das Verbleiben der Seitensprosse im Knospenzustand, wie dies bei den herunterhängenden Exemplaren vorkommt, steht also auch in Beziehung zum Verhalten anderer Teile des Organismus. Daß die Beiwurzeln bei frei herabhängenden Sprossen in ihrer Entwickelung stehen bleiben, ist auf die Hemmung durch ungünstige äußere Bedingungen zurückzuführen, weswegen die Anlagen, wie z. B. die des Efeus [1]), wenn er ohne Unterlage kultiviert wird, imgrunde genommen nicht als latente aufgefaßt werden können. In den genannten Versuchen sind nur diejenigen Anlagen zur vollen Ausbildung gelangt, welche mit der Erde in Berührung kamen; es sind namentlich genügende Feuchtigkeit, sowie der Bodenreiz selbst, welche das Weiterwachstum bedingen; die Verdunkelung nimmt keinen Anteil dabei, wie weiter unten besprochene Versuche zeigen. Aus Tabelle No. 2 geht hervor, daß es nicht die ältesten Knoten waren, welche Wurzeln getrieben hatten, sondern die mittleren, und zwar deswegen, weil die ältesten mit der Erde nicht in Berührung kamen, die Sprosse beschrieben einen kleinen Bogen, bis sie auf die Unterlage zu liegen kamen. Daß es auch nicht die jüngsten waren, erklärt sich durch deren Mangel an schon entwickelten Anlagen. Namentlich diejenigen Knoten, welchen die Bodenwurzeln entsprangen, nahmen reichlich an Umfang zu und wuchsen zu kräftigen Knöllchen heran, produzierten aber keine Beiwurzeln mehr, wie die Knollen, denen die günstigen Bedingungen zur normalen Entfaltung der Wurzelanlagen fehlten.

Die Verzweigung des Hauptsprosses ging, wie es auch die Tabelle zeigt, von den Achselknospen derjenigen Knoten oder der Knöllchen, deren Beiwurzeln Boden gefaßt haben, oder wenigstens der benachbarten Knoten aus. Die Seitensprosse wuchsen auch kräftig weiter, da ihnen durch die unmittelbare Stoffzufuhr reichlich Material zum Aufbau zur Verfügung gestellt wurde und überholten sogar beträchtlich den Hauptsproß. Knöllchen- und Wurzelbildung, sowie weitere Verzweigung trat bei ihnen ebenfalls ein.

Aus diesem Versuch ist vor allen Dingen zu ersehen, daß die Entwickelungshemmung der Beiwurzeln an frei herabhängenden Sprossen durch ungünstige Verhältnisse bedingt wird, und jene Hemmung als auslösender Reiz die Erzeugung weiterer Beiwurzelanlagen bewirkt. Das Nichtaustreiben der Achselknospen ist wieder auf die unzureichende Zufuhr von Baustoffen zurückzuführen.

B. Im Gegensatz zu dem eben beschriebenen Versuche sind bei den zwei Sprossen, deren Vegetationsspitzen vergipst waren, die Achselknospen an den der Vegetationsspitze nächstliegenden Knoten zuerst zum Austreiben gebracht worden. Schon nach zwölf Tagen, also nach derselben Zeitdauer wie bei dem Topfversuche No. 1, haben sich Achselknospen entfaltet; sie wurden sofort vergipst. Die Entwickelung der Beiwurzeln war dieselbe wie an un-

[1]) Vergleiche Goebel, K., Organographie der Pflanzen. 1898. S. 476.

vergipsten Sprossen, nur daß hier aus mehr Knoten Wurzeln in die Erde wuchsen, wie auch mehr Knöllchenbildung eintrat. Für die weitere Ausbildung der Achselknospen kamen in diesem Versuche zwei Momente inbetracht: das Vergipsen und die Beiwurzeln, welche in die Erde gewachsen waren. Daher entsprangen die Seitensprosse nicht nur aus den höheren Knoten, durch das Vergipsen der Vegetationsspitzen verursacht, sondern auch aus jenen, deren Beiwurzeln in die Erde gewachsen waren; doch war die durch das Vergipsen hervorgerufene Reaktion eine kräftigere, da die Versuchsobjekte, inbetreff des Austreibens der Achselknospen, mehr dem Topfversuch No. 1 als dem vorherbeschriebenen Versuche A glichen.

C. Bei den zwei Sprossen, an welchen alle Vegetationsspitzen und Knoten vergipst waren, war das Verhalten vollkommen gleichwertig dem Topfversuch No. 2. Es kamen aus den Grundknollen neue Sprosse zur Ausbildung. Die Knöllchen- und Beiwurzelbildung war anfangs eine intensivere als bei Versuch A und B. Durch das häufige Zersprengen des Gipsverbandes, der zwar immer wieder erneuert wurde, gelang es indessen einigen Beiwurzeln, in die Erde zu wachsen. Die Hauptsprosse fingen daher nicht zu welken an und verloren auch ihre Blätter nicht, wie bei Topfversuch No. 2; vielmehr entwickelten sich ihre Knoten infolge der vermehrten Nährstoffzufuhr zu mächtigen Knöllchen. Dieser Versuch zeigt deutlich, daß, wenn alle Vegetationspunkte in ihrer Entwickelung gehemmt werden, die Knöllchenbildung begünstigt wird.

b. Versuche im Dunkeln.

Als Dunkelkammer diente ein im Gewächshaus vermauerter, dicht abgeschlossener Raum, wo sich die Dampfheizungsröhren befanden. Die Temperatur war hier nicht so günstig, wie im Gewächshaus selbst, auch viel mehr schwankend, was wohl nicht ohne Einfluß auf die Resultate geblieben ist. Die Dunkelkammer im Laboratorium hatte zu niedrige Temperatur, weswegen sie nicht zu den Versuchen benutzt werden konnte.

D. Zwei vollkommen unvergipste Sprosse zeigten im Dunkeln folgendes Verhalten:

Tabelle No. 3.

Datum	Sproß No. 1.					Sproß No. 2.				
	Knotenzahl des Hauptsprosses	Entwickelte Beiwurzeln		Ausgetriebene Achselknospen		Knotenzahl des Hauptsprosses	Entwickelte Beiwurzeln		Ausgetriebene Achselknospen	
		Am Knoten No.	Ihre Zahl	Am Knoten No.	Knotenzahl der Seitensprosse		Am Knoten No.	Ihre Zahl	Am Knoten No.	Knotenzahl der Seitensprosse
26. V.	7	0	0	0	0	9	0	0	0	0
10. VI.	8	4 5	2 1	—	—	10	3 6	1 2	3 6	0 1

Das weitere Verhalten der Sprosse konnte nicht verfolgt werden; sie starben wegen der ungünstigen Temperatur und des Lichtabschlusses langsam ab.

Es kamen hier nur diejenigen Beiwurzelanlagen zur Entwickelung, deren Knoten mit der Erde in Berührung kam, bei den anderen blieben die Wurzeln nach ihrem Hervorbrechen aus dem Knoten auf derselben Entwickelungsstufe wie bei den am Licht kultivierten Sprossen stehen, das Verdunkeln übte keinen begünstigenden Einfluß aus. Die Achselknospen trieben auch erst dann aus, als schon Beiwurzeln in die Erde gewachsen waren; das Verhalten in dieser Beziehung war also gleich den Sprossen A. Das Weiterwachsen der Haupt- und Seitensprosse war dagegen ein langsameres als bei A.

Bei den ausgetriebenen Seitensprossen haben sich die Internodien und Blattstiele viel mehr verlängert als bei Lichtkulturen, die Blattspreiten sind dagegen klein und unentwickelt geblieben. Die Farbe der etiolierten Sprosse war eine weiße bis hell-gelbe, die Formation des Chlorophylls unterblieb, wie auch kein Anthocyan nachgewiesen werden konnte; dasselbe Verhalten zeigten auch die weiter gewachsenen Hauptsprosse. Die Überverlängerung ist als ein Versuch der Pflanze aufzufassen, der Dunkelheit zu entfliehen, wie dies Godlewski dargetan hat[1]). Wie bei vielen anderen kriechenden Sprossen, so z. B. bei *Vinca major, Polygonum aviculare*[2]), ändert sich auch bei *Ceropegia Woodii* der transversale Geotropismus derart, daß im Dunkeln eine mehr oder minder vertikale Lage zustande kommt. Die etiolierten Sprosse nehmen eine senkrecht aufsteigende Richtung an, nicht nur die horizontal liegenden, sondern auch die herabhängenden, indem sowohl der weiter wachsende Hauptsproß, als auch die Seitensprosse durch scharfe knieförmige Umbiegung vertikal weiter wachsen (Tafel X, Fig. 1). Wenn man solche etiolierte Sprosse an Licht bringt, so kehren sie langsam in die normale Lage zurück.

Die Knöllchenbildung begann bei allen Dunkelkulturen eher und reichlicher. Daß die Dunkelheit in hohem Grade begünstigend wirkt, zeigten sehr schön die Sprosse, welche nur teilweise verdunkelt waren; diese Versuche werden später besprochen werden. Hier sei auch auf die Versuche von Vöchting „Über die Bildung der Knollen" verwiesen[3]), wo Vöchting namentlich an der Kartoffel nachgewiesen hat, daß Verdunkelung im hohen Maße auf die Knöllchenbildung von Einfluß ist.

E. Bei den zwei Sprossen, an welchen die Vegetationsspitzen vergipst waren, sind nicht wie bei den entsprechenden Lichtversuchen (B) die Achselknospen vor den Beiwurzeln zur Entwickelung gekommen. Schon acht Tage nach Beginn des Versuchs trieben einige Beiwurzeln der älteren Knoten in die Erde; Achselknospen

[1]) Godlewski, Biologisches Centralblatt. Band 9. 1889. S. 481.

[2]) Vergleiche Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Band 2. 1904. S. 677.

[3]) Vöchting, Über die Bildung der Knollen. (Bibliotheca botanica. Heft 4. 1887. S. 39.)

wuchsen erst nach 27 Tagen aus, und zwar an den jüngsten Knoten, wie bei B; nicht wie bei A an den Knoten, wo Beiwurzeln entwickelt waren oder den nächstliegenden. Die begünstigende Wirkung des Vergipsens auf das Austreiben der Achselknospen war also vom größeren Einflusse als die durch die Beiwurzeln, welche in die Erde gewachsen waren (Nährstoff- und Wasseraufnahme).

Die Knöllchenbildung war reichlicher als bei Versuch D, sie übertraf auch, wenigstens anfangs, die bei B. Das Absterben der Sprosse begann, wie auch bei den zuletzt beschriebenen Sprossen, an den Spitzen und griff immer weiter zurück. Die Blätter fielen ziemlich früh ab, weil sie ja durch den Lichtabschluß außer Funktion gesetzt waren; zuletzt blieb nur die Grundknolle übrig, welche auch in Zersetzung überging.

F. Die durch Verdunkelung an Sprossen mit vergipsten Vegetationsspitzen und Knoten hervorgerufenen Störungen waren so groß, daß sie zu keinen Neubildungen mehr befähigt waren; auch aus der Grundknolle trieben keine neuen Sprosse. Die vorhandenen blieben noch eine kurze Zeit am Leben, gingen dann aber schnell zugrunde.

Aus den in diesem Abschnitt II besprochenen Versuchen folgt, daß die Entwickelungshemmung von Beiwurzel-Anlagen und von Achselknospen bei frei herabhängenden Pflanzen auf ungünstige Bedingungen zurückzuführen ist, und daß die Entwickelung dieser Organe in gegenseitiger Beziehung steht. Für das Weiterwachsen der Beiwurzeln ist namentlich genügende Feuchtigkeit notwendig; das Verdunkeln hat keinen fördernden Einfluß. Die Knöllchenbildung wird durch Lichtabschluß begünstigt; auf das Weiterwachsen der Sprosse wirkt Lichtabschluß hemmend. Durch Vergipsen der Vegetationsspitzen wird die Entfaltung der Achselknospen, namentlich an den nächstfolgenden Knoten, veranlaßt; die Knöllchenbildung ist alsdann eine reichlichere. Vollkommenes Vergipsen wirkt auf die Knöllchenbildung begünstigend und veranlaßt die Grundknollen zum Austreiben neuer Sprosse.

III. Versuche mit abgeschnittenen Sprossen in Lösungen.

Nachdem nun eine allgemeine Übersicht über das Verhalten der *Ceropegia Woodii* gewonnen worden ist, soll dazu übergegangen werden, die Wirkungen einiger Lösungen auf Knöllchen- und Beiwurzelbildung, sowie auf das Austreiben der Achselknospen zu prüfen. Zu diesem Zwecke wurden Sprosse ohne Grundknollen verwendet, damit die sonst in diesen angesammelten Reservestoffe nicht zur Geltung kämen und die Wirkung beeinträchtigten. Von Topfpflanzen wurden frisch gewachsene, möglichst junge Sprosse

von durchschnittlich 30 cm Länge abgeschnitten und in Fläschchen, welche mit den zu prüfenden Flüssigkeiten angefüllt waren, durch einen durchbohrten Kork, mit dem basalen Ende eingeführt (Taf. IX, Fig. 1), wobei die Sprosse an der Berührungsstelle mit dem Kork mit Watte umwickelt wurden. Sie waren immer unverzweigt (Taf. X). Es wurden wiederum Parallelversuche im Licht und im Dunkeln und auch bei teilweiser Verdunkelung angestellt.

Wie aus den früheren Versuchen hervorgeht, veranlaßt das Vergipsen der Sproßspitzen nicht nur das Austreiben der Achselknospen, sondern begünstigt auch die Knöllchen- und Beiwurzelbildung, weswegen auch bei allen hier verwendeten Sprossen die Sproßspitzen außer Funktion gesetzt wurden, um dadurch einen besseren Einblick in die Beeinflussung durch die Lösungsmittel zu gewinnen. Es wurden jedoch hier die Sproßspitzen nicht vergipst, da sie zu häufig den Gips zersprengten und weiterwuchsen, sondern sie wurden abgeschnitten, wie auch jede ausgetriebene Achselknospe gleich nach ihrer Entfaltung ebenfalls entfernt wurde. Die Reaktion, welche durch die mechanische Hemmung des Wachstums einer Knospe verursacht wird, ist ja eine ähnliche wie beim Wegschneiden der Knospe [1]); doch kommt bei letzteren außerdem der Wundreiz mit seinen Folgen hinzu, was jedoch bei diesen Versuchen nicht inbetracht kommt.

Als Nährflüssigkeiten wurden verwendet: reines Leitungswasser, welches je nach zwei Tagen durch frisches ersetzt wurde; $^1/_2$ % und $1^1/_2$ % Rohrzuckerlösung und 1 % Glyzerinlösung, alle mit sterilisiertem Wasser. Diese Lösungen mußten täglich gewechselt werden, da sonst die Sprosse an ihrem basalen Teil, mit welchem sie in die Lösung tauchten, zugrunde gegangen wären, weil sich sehr rasch Pilzkulturen bildeten. Als weitere Lösung kam die Knop'sche Nährlösung zur Verwendung, enthaltend in einem Liter destilliertem Wasser: 16 gr Ca-nitrat, 4 gr Mg-sulfat, 4 gr K-nitrat, 1 gr K-phosphat; sie wurde je nach zwei Tagen frisch zugegeben.

Wie schon am Anfang dieses Abschnittes bemerkt, wurden für diese Versuche nur junge Sprosse von den Topfpflanzen abgeschnitten. Bei diesen Sprossen war noch keine Achselknospe zur Entfaltung gekommen, wie auch die Knöllchenbildung noch nicht begonnen hatte; Beiwurzeln waren nur an den älteren Knoten als kleine Hervorwölbungen bemerkbar. Die Sprosse repräsentierten also ein gutes Material für die Beobachtung der weiteren Ausbildung der Organe.

Es wurden gleichzeitig immer fünf Kulturen angestellt, entsprechend den fünf Lösungen (inklusive Leitungswasser), und häufig wiederholt. Am besten gediehen die Sprosse in Leitungswasser, gingen dagegen häufig in der Nährlösung und 1 % Glyzerinlösung zugrunde, in den Zuckerlösungen seltener. Zuerst mögen die Lichtkulturversuche angeführt werden, und zwar nur diejenigen, bei

---

[1]) Vergleiche Pfeffer, W., l. c. Band 2. S. 202. Goebel, K., Allgemeine Regenerationsprobleme. (Flora. Band 95. 1905. S. 394.)

11. November 1905. (Nach 67 Tagen.)

Zucker-wasser (½ %)	1+	.	1	3—…	1,6	40	381,6	
	2	.	.	4,5-5,5				
	3	.	1	.				
	4	.	2	.				
	5	.	6	4—5				
	6	.	10	6				
	7	.	5	3,5—4				
	8	.	8	5				
	9	.	2	.				
	10	.	2	.				
	11	1	2	.				
	12	1	3	.				
Zucker-wasser (1½ %)	1+	.	1	.	10	17,1	200,9	
	2+	.	2	.				
	3	.	1	3				
	4	1	2	4—4,5				
	5	1	2	3,5-4,5				
	6	3	2	4,5—5				
	7	2	2	.				
Nähr-lösung	1+	.	.	.	6,2	5	20,5	Basis des Sprosses in Nährlösung abgestorben.
	2	.	.	.				
	3	.	2	2				
	4	.	1	.				
	5	.	1	2				
	6	1	.	2,5				
	7	2	.	.				
	8	2	.	.				
Glycerin-wasser (1 %)	1+	.	1	.	1,2	21,2	98,2	Basis des Sprosses in Glycerin abgestorben.
	2+	.	2	.				
	3	.	2	2,5				
	4	.	3	3,5				
	5	.	3	3—3,5				
	6	.	4	3,5—4				
	7	.	2	2				
	8	1	.	.				

Tabelle No. 5.

Datum	Art der Kultur	Knotenzahl der Sprosse von der Basis bis zur Spitze	Ausgetriebene Achselknospen	Hervorgebrochene Beiwurzeln	Durchmesser der verdickten Knoten in mm	Gesamtzahl der ausgetriebenen Achselknospen. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtzahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtzahl der verdickten Knoten in cbmm (Auf 10 Knoten berechnet)	Bemerkungen
5. September 1905. (Nach 11 Tagen.)	Leitungswasser	1+	.	1	.	2,2	1,1	0	
		2+	.	.	.				
		3	.	.	.				
		4	.	.	.				
		5	.	.	.				
		6	1	.	.				
		7	1	.	.				
		8	.	.	.				
		9	.	.	.				
	Zuckerwasser (½ %)	1+	.	2	.	0,8	10	73,6	
		2	.	.	4—4,5				
		3	.	1	.				
		4	.	.	.				
		5	.	2	.				
		6	.	2	3,5—4				
		7	.	1	.				
		8	.	2	3,5				
		9	.	1	.				
		10	.	1	.				
		11	.	.	.				
		12	1	.	.				
	Zuckerwasser (1½ %)	1+	.	1	.	1,4	7,1	5,9	
		2+	.	2	.				
		3	.	.	.				
		4	.	.	.				
		5	.	.	2				
		6	.	2	.				
		7	1	.	.				
	Nährlösung	1+	.	.	.	2,5	2,5	5,2	
		2	.	.	.				
		3	.	2	2				
		4	.	.	.				
		5	.	.	.				
		6	.	.	.				
		7	1	.	.				
		8	1	.	.				
	Glycerinwasser (1 %)	1+	.	1	.	1,2	10	39,2	
		2+	.	1	.				
		3	.	1	.				
		4	.	2	3—3,5				
		5	.	1	.				
		6	.	2	3				
		7	.	.	.				
		8	1	.	.				
	Leitungswasser	1+	.	5	2	13,3	20	266	
		2+	.	1	2				
		3	2	.	3				
		4	1	2	4—4,5				
		5	3	2	4—6				
		6	1	4	5—7				
		7	2	4	.				
		8	1	.	.				
		9	2	.	.				

Tabelle No. 6.

Datum	Art der Kultur	Knotenzahl der Sprosse von der Basis bis zur Spitze	Ausgetriebene Achselknospen	Hervorgebrochene Beiwurzeln	Durchmesser der verdickten Knoten in mm	Gesamtzahl der ausgetriebenen Achselknospen. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtzahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtinhalt der verdickten Knoten in cbmm. (Auf 10 Knoten berechnet)	Bemerkungen
		1	.	4	3,5—4				
		2	.	.	.				
		3	.	5	3,5—4				

Die Knoten sind von der Basis bis zur Spitze gezählt und diejenigen, welche sich in der Lösung befanden, mit einem Kreuz bezeichnet. Auf gleicher Linie mit der Knotennummer ist die Anzahl der ausgetriebenen Achselknospen, welche gleich nach ihrer Entfaltung entfernt wurden, angegeben; ferner die Zahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln und des Durchmessers der verdickten Knoten in mm. In den zwei folgenden Rubriken ist die Gesamtzahl der Achselknospen und Beiwurzeln, auf zehn Knoten berechnet angeführt, um dadurch einen besseren Überblick über die Wirkungen der Lösungen, inklusive Leitungswasser, zu gewinnen. Aus den Durchmessern der verdickten Knoten ist zuerst der Durchmesser des „Gesamt-Knöllchens" (Summa aller verdickten Knoten) berechnet worden, nach der Formel $d_1^3 + d_2^3 = D^3$. (Der Durchmesser im Kubus einer aus mehreren verschmolzenen Kugel ist gleich der Summe aller Durchmesser im Kubus). Aus diesem Durchmesser des „Gesamtknöllchens" ist sein Inhalt in cbmm nach der Formel: $V = \Pi/_6\, d^3 = 0{,}5236 \,.\, d^3$ (das Volumen einer Kugel ist gleich ihrem Durchmesser im Kubus mal 0,5236) berechnet worden, ebenfalls auf zehn Knoten. Die Berechnungen wurden immer nur mit einer Dezimalstelle auf eine Dezimalstelle ausgeführt, statt mit 0,5236 wurde mit 0,52 multipliziert. Der Durchmesser der einzelnen verdickten Knoten wurde möglichst genau gemessen; es wurden auch zwei Durchmesser genommen, weil die Knöllchen nicht nach allen Richtungen gleichmäßig ausgebildet waren. Die angegebenen Zahlen beanspruchen daher keine mathematische Genauigkeit, worauf es ja auch nicht ankam, es sollte einfach die Differenz der Gesamtknöllchenbildung zwischen den einzelnen Lösungen und die Gesamtzunahme festgestellt werden. Nach der angegebenen Versuchsdauer ist nicht nur die Beschaffenheit der Sprosse an dem betreffenden Tage angegeben, sondern auch das zugezählt, was früher entstanden ist, namentlich was die ausgetriebenen Achselknospen anbetrifft.

Aus den drei Tabellen ist erstens zu ersehen, daß das Verhalten der Sprosse während verschiedener Jahreszeiten nicht gleich ist. Im Frühjahr und Sommer findet das Austreiben der Achselknospen häufiger statt als im Herbst und Winter; dagegen ist in den letzteren Jahreszeiten die Knöllchen- und Wurzelbildung eine reichlichere. Dieses Verhalten gibt sich auch bei den Topfpflanzen kund, indem die Sprosse derselben im Sommer ein viel schnelleres Wachstum aufweisen und mehr Knoten erzeugen als im Winter; dagegen die Knöllchen- und Wurzelbildung im Winter in den Vordergrund tritt. Am Anfang der Versuchszeit kommen mehr Achselknospen zur Entfaltung als später; es ist eine immer längere Zeit notwendig zum Austreiben der Achselknospen, je mehr die Reaktion auf die basalen Knoten übergreift. Manchmal kommen aus einem Blattwinkel zwei Achselknospen zur Entwickelung. Es wurde schon bei Besprechung der äußeren Morphologie darauf hingewiesen, daß sich manchmal sogar schon Beiknospen vorfinden.

Wie aus Tabelle No. 1 hervorging, treiben immer zuerst die der Sproßspitze nächstliegenden Achselknospen aus, was sich auch

bei diesen Versuchen bestätigte. Die Achselknospen treiben aus, bevor die Knöllchen- und Beiwurzelbildung beginnt; später ist dagegen die Entwickelung der letzteren eine intensivere und steigt immer mehr an, natürlich nur bis zu einem gewissen Grade, was schon dadurch bedingt wurde, daß die Versuchssprosse an Lebenskraft abnahmen und immer mehr Blätter verloren. Die Erzeugung einer größeren Zahl von Beiwurzeln geht im allgemeinen parallel der Verdickung der Knoten. Es sei hier bemerkt, daß in den Tabellen nur diejenigen Beiwurzeln angeführt worden sind, welche gezählt werden konnten, also die schon hervorgebrochenen und in ihrer Entwickelung stehen gebliebenen; ihre Länge betrug bis $1 \frac{1}{2}$ mm, überschritt diese Grenze nur selten. In der Beiwurzelbildung und Knotenverdickung ist eine Bevorzugung der basalen Knoten zu bemerken; doch ist dies nicht Regel; es sind häufig die in der Mitte, auch am Ende befindlichen Knoten, welche sich am meisten verdickt haben. Nur in Leitungswasser und in Zuckerwasser haben sich auch die Knoten, welche in der Flüssigkeit waren, zu Knöllchen ausgebildet; bei den übrigen Lösungen konnte eine Verdickung nicht ermittelt werden; dasselbe gilt für die Beiwurzeln, sie nahmen nur bei diesen Flüssigkeiten an Zahl zu und entwickelten sich weiter. Namentlich im Leitungswasser wuchsen sie zu langen Wurzeln aus; in der Zuckerlösung blieben sie hingegen immer kurz. Es wird also durch eine normale Beleuchtung die Bildung und das Auswachsen der Wurzeln nicht aufgehoben, wie an den durch Wasser umspülten Partien der abgeschnittenen Sprosse zu sehen ist[1]). In der Knop'schen Nährlösung und im 1 % Glyzerinwasser blieben sie meistens in dem gehemmten Zustand stehen und es entwickelten sich keine neuen. Die Beiwurzeln der Knoten, welche mit Watte umgeben waren, entwickelten sich auch weiter, da die Watte immer von der mit Wasserdampf gesättigten Luftschicht feucht gehalten wurde. Dies geschah sowohl bei Dunkel-, wie bei Lichtkulturen, was auch ein Beweis dafür ist, daß das Stehenbleiben der Beiwurzeln auf einem gewissen Stadium auf geringe Feuchtigkeit zurückzuführen ist. Die Wurzelspitzen zeigten hier deutlich den Hydrotropismus, indem die Beiwurzeln wagerecht der Watte angeschmiegt weiterwuchsen[2]).

Was das Gedeihen der Kulturen anbetrifft, so blieben die Sprosse im Leitungswasser am längsten lebenskräftig, und es gingen nur selten welche zugrunde; die in den Zuckerlösungen gediehen auch gut, in der $1 \frac{1}{2}$ % Lösung weniger, die Sprosse starben häufig ab. Ebenso gingen die Sprosse, welche in Nährsalz- und 1 % Glyzerinwasser kultiviert wurden, sehr häufig und manchmal schon nach kurzer Zeit zugrunde, weswegen immer neue Versuche angestellt werden mußten. In der letzten Rubrik „Bemerkungen" ist immer angegeben, wann die Sprosse abzusterben anfingen.

Um über die Wirkungen der fünf Flüssigkeiten auf das Austreiben der Achselknospen und die Bildung der Beiwurzeln und

[1]) Vergleiche Pfeffer, W., l. c. Band 2. S. 106.
[2]) Vergleiche Pfeffer, W., l. c. Band 2. 1904. S. 605.

der Knöllchen eine klare Vorstellung zu bekommen, wurden aus den Tabellen No. 4, 5 und 6 Durchschnittszahlen berechnet und in Tabelle No. 7 zusammengestellt.

Tabelle No. 7.

Nach Tagen	Art der Kultur	Achsel-knospen	Beiwurzeln	Verdickte Knoten in cbmm	Bemerkungen
Nach 15 Tagen.	Leitungs-wasser	4,3	2,1	1,9	
	Zucker-wasser ½ %	0,5	11,4	53,6	
	Zucker-wasser 1½ %	2,6	4,8	4	
	Nähr-lösung	4,2	1,7	3,5	
	Glyzerin-wasser 1%	0,8	10,9	37,1	
Nach 60 Tagen.	Leitungs-wasser	6,9	23,9	257,9	
	Zucker-wasser ½ %	0,7	29,8	222,9	
	Zucker-wasser 1½ %	5,5	16,9	154,8	
	Nähr-lösung	3,6	13,1	41,3	Die Basis des Sprosses Tabl. No. 5 fing an abzusterben.
	Glyzerin-wasser 1%	0,5	16,5	79,6	Die Basis des Sprosses — Tabl. No. 5 — fing an abzusterben.
Nach 100 Tagen.	Leitungs-wasser	9,6	36,3	614,2	
	Zucker-wasser ½ %	0	34,9	351,9	
	Zucker-wasser 1½ %	4,1	18,7	226,7	
	Nähr-lösung	7,1	19,5	121,7	Der Sproß — Tabelle No. 6 — war teilweise abgestorben.
	Glyzerin-wasser 1%	0,8	16,9	71,9	Der Sproß — Tabelle No. 6 — war teilweise abgestorben.

Es sollte damit auch bezweckt werden, die in den drei Tabellen vorkommenden Unregelmäßigkeiten auszugleichen; denn daß solche sich bei solchen Versuchen fast immer einstellen, lehrt die Erfahrung. Es spielen eben dabei noch andere Momente mit, welche die Weiterausbildung der Sprosse beeinflussen, so die Lebenskraft der Sprosse, die am Tage der Versuchsanstellung schon vorhandenen Beiwurzelanlagen, die Jahreszeit, in welcher die Versuche zur Ausführung kamen u. s. f. In dieser Durchschnittstabelle sind die Zahlen auch auf zehn Knoten berechnet. In dem ersten Abschnitt (nach 15 Tagen) sind die Angaben der Tabelle No. 4 (nach 18 Tagen) und der Tabelle No. 5 (nach 11 Tagen) zusammengezogen und auf eine Versuchsdauer von 15 Tagen berechnet. In dem zweiten Abschnitt (nach 60 Tagen) wurden die Angaben der Tabelle No. 5 (nach 67 Tagen) und in die der Tabelle No. 6 (nach 55 Tagen) auf eine Zeitdauer von 60 Tagen zusammengezogen. Der dritte Abschnitt stellt den Durchschnitt aus den Zahlen der Tabelle No. 4 (nach 96 Tagen) und der Tabelle No. 6 (nach 98 Tagen) dar, welche auf 100 Tage Versuchsdauer berechnet wurden. Die Versuchsdauer wurde in Tabelle No. 7 in drei Perioden eingeteilt, da die Wirkungen der Lösungen, wie aus den drei vorhergehenden Tabellen zu ersehen ist, am Anfang der Versuchszeit nicht dieselben waren, wie am Ende. Bei Besprechung wird auch immer auf die Originaltabellen hingewiesen werden. Die Sprosse 2 bis 5 der Tafel X entsprechen der Tabelle No. 6, sie wurden am 7. Februar photographiert; ihre Aufeinanderfolge ist dieselbe wie in der Tabelle, Sproß 2 wurde in Leitungswasser, Sproß 3 in $^1/_2$% Zuckerwasser, Sproß 4 in $1^1/_2$% Zuckerwasser und Sproß 5 in Nährsalz gezogen. Der Sproß der 1% Glyzerinwasser-Kultur ist nicht photographiert, weil er zu dieser Zeit schon anfing, zugrunde zu gehen.

In der zweiten Periode (Tabelle No. 4 und 5) haben an den Leitungswasser- und Nährsalz-Kulturen am meisten Achselknospen ausgetrieben; diesen folgen die $1^1/_2$ % Zuckerwasser-Kulturen. Bei den $^1/_2$% Zuckerwasser- und 1 % Glyzerinwasser-Kulturen kam (Tabelle 4) gar keine Achselknospe zur Entfaltung, wie auch diese Kulturen in Tabelle 5 die letzte Stelle einnehmen. In der zweiten Periode (Tabelle 5 und 6) ist die Entwickelungsintensität der Achselknospen bei den Leitungswasser-Kulturen beträchtlich, wie namentlich aus Tabelle 5 hervorgeht; die Nährsalz-Kulturen bleiben hinter diesen zurück, übertreffen aber inbezug auf Achselsproßbildung die Kulturen des $1^1/_2$ % Zuckerwassers. Bei den $^1/_2$ % Zucker- und 1 % Glyzerinwasser-Kulturen kommen überhaupt in der ganzen Versuchsdauer nur sehr wenige oder auch keine Achselknospen zur Entfaltung. In Leitungswasser entwickeln sich noch in der dritten Periode Achselknospen, doch weniger wie in den beiden ersten, auch bei den Nährsalz-Kulturen ist noch ein Zunehmen zu konstatieren, dagegen kamen bei den $1^1/_2$ % Zuckerwasser-Kulturen keine zum Austreiben.

Der Einfluß der Flüssigkeiten auf die Beiwurzelbildung ist von dem auf das Austreiben der Achselknospen verschieden, man kann fast sagen, ein umgekehrter. In der ersten Periode, Tabelle 4 und 5, stehen in dieser Beziehung die $^1/_2$ % Zucker- und 1 %

Glyzerinwasser-Kulturen an erster Stelle; diesen folgen die $1\frac{1}{2}$ % Zuckerwasser-Kulturen, und die letzte Stelle nehmen die Leitungswasser- und Nährsalz-Kulturen ein. Im Gegensatz zum Entfalten der Achselknospen ist von der ersten bis zur zweiten Periode bei der Beiwurzelbildung nicht ein Fallen, sondern ein Steigen zu konstatieren. Die $\frac{1}{2}$ % Zuckerlösungs-Kulturen sind auch in dieser Periode (Tabelle 5 und 6) an erster Stelle, doch findet sich bei den Leitungswasser-Kulturen ein beträchtlicheres Steigen, sodaß, was die Zahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln anbetrifft, diese derjenigen der 1 % Glyzerin-Kulturen gleich kommt oder sie sogar übersteigt. Bei den $1\frac{1}{2}$ % Zuckerlösungs-Kulturen machen die hervorgebrochenen Beiwurzeln eine größere Zahl aus als bei den 1 % Glyzerinwasser-Kulturen, sodaß man sie an die dritte Stelle setzen kann. Die Sprosse der anorganischen Nährlösungen produzieren auch fast ebensoviel Beiwurzeln wie die der letztgenannten Lösungen, doch bleiben sie inbezug auf die Aufeinanderfolge hinter jenen zurück. In der dritten Periode (Tabelle No. 4 und 6) steigt die Zahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln an, doch nicht in dem Maße wie von der ersten zur zweiten. Bei den Leitungswasser-Kulturen findet noch eine beträchtliche Zunahme statt, sodaß sie die anderen überflügeln und den ersten Platz einnehmen; die Sprosse der $\frac{1}{2}$% Zuckerwasser-Kulturen bleiben hinter denselben zurück. Bei den drei anderen Kulturen werden nur noch wenige Beiwurzeln produziert, am meisten noch bei den Nährsalz-Kulturen.

Die Entwickelung der Knoten zu Knöllchen geht im allgemeinen parallel der Beiwurzelproduktion. In der ersten Periode (Tab. No. 4 und 5) haben sich am meisten die Knoten der Sprosse, welche in $\frac{1}{2}$ % Zucker- und 1 % Glyzerinwasser gezogen wurden, verdickt; fast keine merkliche Verdickung ist bei den Sprossen im Leitungswasser und in der anorganischen Nährlösung eingetreten. Für die zweite Periode (Tab. No. 5 und 6) gilt das bei den Beiwurzeln Gesagte, nur daß die Leitungswasser-Kulturen die $\frac{1}{2}$ % Zuckerwasser-Kulturen im Durchschnitt übertroffen haben. In der dritten Periode (Tab. No. 4 und 6) ist bei den Sprossen des Leitungswassers eine starke Vergrößerung der Knoten wahrnehmbar; sie steigt bei längerer Versuchsdauer noch weiter an, wie aus Tabelle No. 4 (nach 145 Tagen) zu ersehen ist, sodaß sie die in anderen Lösungen kultivierten Sprosse weit übertrifft. Im Verhältnis zu der Beiwurzelbildung ist sie ebenfalls beträchtlicher. Die $\frac{1}{2}$ % Zuckerlösungs-Kulturen folgen in der Knöllchenbildung gleich wie in der Beiwurzelbildung denen im Leitungswasser; doch halten Knöllchen- und Beiwurzelbildung gleichen Schritt. Bei den $1\frac{1}{2}$ % Zuckerwasser- und Nährsalz-Kulturen findet auch noch ein starker Zuwachs statt; dagegen bleiben bei den 1 % Glyzerinwasser-Kulturen die verdickten Knoten auf derselben Stufe stehen wie in der zweiten Periode.

Aus dem Gesagten und der Durchschnitts-Tabelle No. 7 ist zu folgern, daß das Leitungswasser das Austreiben der Achselknospen im Vergleich zu den übrigen Lösungen am meisten fördert, daß am Beginn des Versuches die meisten Achselknospen sich entwickeln, und auch später immer neue zur Entfaltung kommen. In der ersten Periode treiben aus den Sprossen der anorganischen

Nährlösung ebensoviel Achselknospen aus wie beim Leitungswasser; in der folgenden Zeit etwas weniger; die des 1½ % Zuckerwassers im ganzen noch weniger, namentlich in der ersten Periode; dagegen ist eine stärkere Zunahme in der zweiten zu konstatieren, sodaß hier die Nährsalz-Kulturen zurückbleiben. ½ % Zuckerwasser und 1 % Glyzerinwasser wirkt hemmend auf das Austreiben der Achselknospen, es kommen nur wenige am Anfang zur Entfaltung.

In der Beeinflussung der Beiwurzelbildung gehen diese beiden zuletzt genannten Lösungen in der ersten Periode den andern weit voraus; sie wirken begünstigend. Beim ½ % Zuckerwasser nimmt die Zahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln immer zu; beim 1 % Glyzerinwasser in der zweiten Periode weniger wie dort und bleibt dann konstant. An den Knoten der Leitungswasser-Kulturen ist in der ersten Periode nur eine geringe Beiwurzelbildung zu beobachten; sie steigt aber später rasch an, sodaß in der dritten Periode mehr hervorgebrochen sind als beim ½% Zuckerwasser. 1½ % Zuckerwasser steht in der Wirkung während der ersten Periode zwischen den letztgenannten Flüssigkeiten: die Produktion nimmt in der zweiten Periode stark, in der dritten wenig zu.

Für die Verdickung der Knoten gilt dasselbe, nur daß beim Leitungswasser eine noch stärkere Zunahme zu beobachten ist. Auch beim 1½ % Zuckerwasser ist in der dritten Periode im Vergleich zu den hervorgebrochenen Beiwurzeln ein beträchtlicher Zuwachs der Knoten zu bemerken.

Die Aufeinanderfolge der fünf Lösungen, inbegriffen Leitungswasser, inbezug auf die Beeinflussung der Beiwurzel- und Knöllchenbildung und des Entfaltens der Achselknospen in den drei Perioden würde mithin folgende sein:

Tabelle No. 8.

Perioden	Achselknospen	Beiwurzeln	Verdickte Knoten
Erste Periode.	Leitungswasser	½ % Zuckerwasser	½ % Zuckerwasser
	Nährlösung	1 % Glyzerinwasser	1 % Glyzerinwasser
	1½ % Zuckerwasser	1½ % Zuckerwasser	1½ % Zuckerwasser
	1 % Glyzerinwasser	Leitungswasser	Nährlösung
	½ % Zuckerwasser	Nährlösung	Leitungswasser
Zweite Periode.	Leitungswasser	½ % Zuckerwasser	Leitungswasser
	1½ % Zuckerwasser	Leitungswasser	½ % Zuckerwasser
	Nährlösung	1½ % Zuckerwasser	1½ % Zuckerwasser
	½ % Zuckerwasser	1 % Glyzerinwasser	1 % Glyzerinwasser
	1 % Glyzerinwasser	Nährlösung	Nährlösung
Dritte Periode.	Leitungswasser	Leitungswasser	Leitungswasser
	Nährlösung	½ % Zuckerwasser	½ % Zuckerwasser
	1½ % Zuckerwasser	Nährlösung	1½ % Zuckerwasser
	1 % Glyzerinwasser	1½ % Zuckerwasser	Nährlösung
	½ % Zuckerwasser	1 % Glyzerinwasser	1 % Glyzerinwasser

Die Wirkungen, welche die Flüssigkeiten auf die Ausbildung der Sprosse ausüben, sind nicht während der ganzen Versuchsdauer die gleichen; beim Leitungswasser ist z. B. die Kurve im allgemeinen eine aufsteigende; beim $^1/_2$% Zucker- und 1% Glyzerinwasser erreicht sie, was die Knöllchen- und Wurzelbildung anbelangt, in der ersten Periode den Höhepunkt. Beim ersteren steigt sie in der zweiten Periode ziemlich stark an, erreicht hier das Maximum, fällt dann bei den Achselknospen und Beiwurzeln, hält sich fast in derselben Höhe bei der Knöllchenbildung usw.

Die Leitungswasser-Kulturen bestätigen, daß Nahrungsmangel formative Veränderungen an der Pflanze verursacht[1]). Das Verhalten der Sprosse der Nährsalz-Kulturen war im allgemeinen identisch mit dem Resultat des Topfversuchs No. 1, wo alle Sproßspitzen vergipst waren; hier wie dort hatten die Sprosse genügend Nährstoffe zur Verfügung, was wohl auch ein Grund dafür ist, daß sich die Beiwurzeln in der anorganischen Nährlösung selbst nicht weiter entwickelten, weil wohl auch die Aufnahme der Nährstoffe durch die Schnittfläche genügte. Die Entwickelung dieser Kulturen könnte man etwa als die normale bezeichnen. Daß Rohrzucker und Glyzerin auf die Beiwurzel- und Knöllchenbildung einen begünstigenden Einfluß ausgeübt haben, geht aus dem Vergleich mit den Nährsalz-Kulturen hervor; dagegen wirkten sie auf das Austreiben der Achselknospen hemmend. Aus der Beschreibung weiterer Kulturergebnisse wird auch hervorgehen, daß nicht nur die organischen Stoffe als Reizmittel dienen, sondern daß *Ceropegia Woodii* befähigt ist, wenigstens mit Rohrzucker, als einziger gebotener Nahrung Neubildungen zu erzeugen und eine zeitlang zu existieren.

Infolge des Abschneidens der Sproßspitzen blieben an den Sproßenden Internodienstummeln; diese gingen allmählich zugrunde[2]); auch die basalen Stummeln sterben fast immer ab. An drei Leitungswasser-Kulturen blieben die letzteren jedoch durch die ganze Versuchsdauer lebenskräftig und produzierten dicht oberhalb der Schnittfläche eine respektive zwei Beiwurzeln. Mit der Zeit bildete sich an diesen Stellen eine merkliche Verdickung aus. Daß die Internodien auch außerhalb der Flüssigkeit zur Beiwurzelbildung veranlaßt werden können, geht aus zwei Wasser-Kulturen hervor. In Tafel IX, Figur 1 ist ein verzweigter Sproß einer Leitungswasser-Kultur photographiert, welcher mächtige Knollen gebildet hat; die Versuchsdauer reichte vom 10. Juni bis zum 18. November (an welchem Tage die Aufnahme gemacht wurde), betrug also 161 Tage. Erst am 30. September war an einem Internodium, und zwar an seinem apikalen Ende, ein kleiner Höcker zu bemerken, der sich zu einer 0,5 mm langen Beiwurzel ausbildete. Später ist auch am anderen Internodium an derselben Stelle eine Bei-

[1]) Vergleiche Pfeffer, W., l. c. Band 2. S. 133.
[2]) Vergleiche Pfeffer, W., l. c. Band 2. S. 203 und 278.

wurzel hervorgebrochen, wie aus der Figur 1 zu ersehen ist. Die zweite Kultur dauerte vom 10. Juni bis zum 16. Dezember, also 189 Tage. Die Reaktion trat hier zur selben Zeit, wie am ersten Sproß ein, und es wuchs die Anlage zu einer 2 mm langen Beiwurzel heran.

b. Mit unbeblätterten Sprossen.

Da die Sprosse der Assimilationsorgane beraubt waren, konnten sie nur noch durch die in der primären Rinde befindlichen Chloroplasten Assimilate erzeugen, andererseits stand ihnen in den Zucker- und Glyzerin-Kulturen organische Nahrung zur Verfügung. Die Sprosse waren bestrebt, die verlorenen Teile zu ersetzen, indem sie blatttragende Seitensprosse erzeugten[1]). Bei den Sprossen der $^1/_2$ % Zuckerwasser-Kulturen sind mehr Achselknospen zur Entfaltung gekommen als bei den beblätterten Sprossen; das Bestreben der Sprosse, die Assimilationsorgane neu zu bilden, war größer als die hemmende Wirkung, welche $^1/_2$ % Zuckerwasser auf die Ausbildung der Seitensprosse ausübt. Wenn nicht die ganzen Blätter, sondern nur die Blattspreiten abgeschnitten wurden, so fielen nach kurzer Zeit die Blattstiele als funktionslos gewordene Organe ab[2]). Eine Neubildung von Blätterspreiten ist nie eingetreten.

Außer beiden Zuckerwasser-Kulturen gingen die Sprosse der anderen Kulturen schon nach relativ kurzer Zeit zu Grunde; am längsten hielten sich noch die des Leitungswassers. Daß bei den letzteren noch beträchtliche Neubildungen eingetreten sind (Tabelle No. 9), ist namentlich darauf zurückzuführen, daß die in der primären Rinde sich reichlich vorfindenden Chloroplasten genügend Assimilate produzieren mußten, und daß schon ein Vorrat von Reservestoffen aufgespeichert war. Die Sprosse der Nährsalz-Kulturen starben immer schon nach kurzer Zeit ab, ohne daß bei ihnen eine Beiwurzel- oder Knöllchenbildung eintrat; nur einige Achselknospen kamen zur Entfaltung. Wir können uns vorstellen, daß durch die im Vergleich zur geringen Assimilation zu reichliche Aufnahme von anorganischen Stoffen eine Störung im Stoffwechselgetriebe verursacht, welche den Tod der betreffenden Organe zur Folge hat. Die Zuckerwasser-Kulturen erzeugten sowohl am Anfang der Versuchszeit als später mehr Beiwurzeln; ebenso war die Knotenverdickung eine reichlichere. Daraus kann nur geschlossen werden, daß die Sprosse den ihnen dargebotenen Rohrzucker weiter verarbeitet und als Baustoff verwendet haben. Wie aus den gleich zu beschreibenden Dunkelkulturen hervorgeht, ist die Pflanze sogar befähigt, mit Rohrzucker als einziger organischer Nahrung wenigstens eine Zeit lang zu gedeihen; es ist also damit zugleich gezeigt, daß sie unter Verarbeitung des Zuckers die am Aufbau beteiligten Kohlenstoffverbindungen zu bilden und wenigstens bis zu einem gewissen Grade alles zu erreichen vermag, was für den Lebensprozeß notwendig ist[3]). Die einprozentigen Glycerin-Kulturen sind immer, ohne Neubildungen hervorgebracht zu haben, abgestorben, sowohl am Licht als im Dunkeln; diese Kohlenstoffverbindung kommt also als Nährstoff nicht in Betracht, wie überhaupt der Nährwert der

[1]) Vergleiche Göbel, K., Über Regeneration im Pflanzenreich. (Biologisches Centralblatt. Band 22. 1902. S. 387.)

[2]) Vergleiche Pfeffer, W., l. c. Band 2. S. 203 und 278. Auch Jost, Ludwig, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904. S. 403.

[3]) Vergl. Pfeffer, W., l. c. Band 1. S. 269, 349, 353.

verschiedenen Kohlenstoffverbindungen ein sehr ungleicher ist[1]), sie wirkt nur am Anfange der Versuchsdauer (Tabelle No. 4, 5, 6) für die Wurzel- und Knöllchenbildung anregend.

Wie in dem Abschnitt über „Versuchsanstellung“ gesagt ist, wurden die Sprosse durch einen durchbohrten Kork in die Fläschchen mit den Flüssigkeiten eingeführt und zur Befestigung die Internodien an der Stelle, wo sie den Kork berührten, mit Watte umwickelt. An vier unbeblätterten Sprossen, nämlich an zwei Wasser- und zwei Zuckerlösungskulturen, verdickten sich an diesen Stellen die Internodien stark, es brachen auch einige Beiwurzeln hier hervor (Tafel IX, Fig. 2 und 3). Bei den Sprossen mit Blättern blieben die Internodien immer unverdickt; auch trat keine Beiwurzelbildung ein. Daß die Knöllchenbildung gerade an diesen mit Watte umwickelten Internodien eintrat, veranlaßte die Prüfung der Frage, ob diese Verdickung vielleicht unter der begünstigenden Wirkung des Verdunkelns entstanden sei. Es wurden daher später auch Versuche in dieser Richtung angestellt.

2. Versuche im Dunkeln.

Wie schon früher gesagt wurde, hatten die Dunkel-Kulturen gegenüber den Lichtversuchen unter zu niedriger Temperatur zu leiden. Da auch nicht genügend Sprosse vorhanden waren, wegen großem Verbrauch für andere Versuche, wurden anfangs solche nur im Leitungswasser, $1\frac{1}{2}\%$ Zuckerwasser und in anorganischer Nährlösung angestellt; im Winter wurden dann Versuchsreihen mit allen fünf Flüssigkeiten wiederholt, doch starben alle wegen zu hoher Temperatur in wenigen Tagen ab. (Die Dampfheizungsröhren des Gewächshauses waren durch den Raum, welcher als Dunkelkammer diente, durchgeleitet.) Bezüglich der Einwirkung des Lichtabschlusses auf die Knöllchen- und Wurzelbildung würden diese Versuche sowieso keine stichhaltigen Resultate ergeben, da die Sprosse der meisten Lösungen wegen des Verhinderns, Assimilate zu bilden, in nicht langer Zeit absterben mußten. Für diese Frage waren die Kulturversuche beim teilweisen Lichtabschluß maßgebend. Hier jedoch handelte es sich in erster Linie darum, zu erforschen, inwieweit die Sprosse vegetieren und Neubildungen hervorbringen könnten beim Verhindern der Assimilationstätigkeit, worüber die drei genannten Lösungskulturen einen teilweisen Aufschluß ergaben.

[1]) Vergl. Pfeffer, W., l. c. Band 1. S. 367.

a. Mit beblätterten Sprossen.

(Hierzu Tabelle No. 10a und b.)

Tabelle No. 10a.

Datum	Art der Kultur	Knotenzahl der Sprosse von der Basis bis zur Spitze	Ausgetriebene Achselknospen	Hervorgebrochene Beiwurzeln	Durchmesser der verdickten Knoten in mm	Gesamtzahl der ausgetriebenen Achselknospen. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtzahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtinhalt der verdickten Knoten in cbmm. (Auf 10 Knoten berechnet)	Bemerkungen
10. September 1905. (Nach 16 Tagen.)	Leitungswasser	1+	.	2	.				
		2	.	2	.				
		3	.	.	.				
		4	.	.	.	1,3	5	0	
		5	.	.	.				
		6	.	.	.				
		7	.	.	.				
		8	1	.	.				
	Zuckerlösung (1½ %)	1+	.	2	2,5				
		2	.	2	.				
		3	.	1	.				
		4	.	.	.				
		5	.	1	.	0	10	9	
		6	.	2	.				
		7	.	1	.				
		8	.	.	.				
		9	.	.	.				
	Nährlösung	1+	.	1	.				
		2	.	1	.				
		3	.	.	.				
		4	.	1	.				
		5	1	2	2	1,1	5,6	4,6	
		6	.	.	.				
		7	.	.	.				
		8	.	.	.				
		9	.	.	.				
1. Oktober 1905. (Nach 37 Tagen.)	Leitungswasser	1+	.	2	.				Sproß fing an abzusterben.
		2	.	2	.				
		3	.	.	.				
		4	.	.	.				
		5	.	.	.	1,3	5	0	
		6	.	.	.				
		7	.	.	.				
		8	1	.	.				
	Zuckerwasser (1½ %)	1+	.	2	2,5				
		2	.	2	.				
		3	.	2	.				
		4	.	2	.				
		5	.	2	2	0	17,8	13,6	
		6	.	2	.				
		7	.	2	.				
		8	.	2	.				
		9	.	.	.				
	Nährlösung	1+	.	1	.				Sproß teilweise abgestorben.
		2	.	1	.				
		3	.	.	.				
		4	.	1	.				
		5	1	2	2	1,1	5,6	4,6	
		6	.	.	.				
		7	.	.	.				
		8	.	.	.				
		9	.	.	.				

Tabelle No. 10b.

Datum	Art der Kultur	Knotenzahl der Sprosse von der Basis bis zur Spitze	Ausgetriebene Achselknospen	Hervorgebrochene Beiwurzeln	Durchmesser der verdickten Knoten in mm	Gesamtzahl der ausgetriebenen Achselknospen. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtzahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtinhalt der verdickten Knoten in cbmm. (Auf 10 Knoten berechnet)	Bemerkungen
7. September. (Nach 12 Tagen.)	Leitungswasser	1+	.	2	.	0	5,7	0	
		2	.	.	.				
		3	.	2	.				
		4	.	.	.				
		5	.	.	.				
		6	.	.	.				
		7	.	.	.				
	Zuckerwasser (1½ %)	1	.	.	.	0	4,3	0	
		2	.	1	.				
		3	.	.	.				
		4	.	1	.				
		5	.	.	.				
		6	.	1	.				
		7	.	.	.				
	Nährlösung	1+	.	2	.	1,4	7,1	0	
		2	.	1	.				
		3	.	.	.				
		4	.	2	.				
		5	.	.	.				
		6	.	.	.				
		7	.	.	.				
4. Okt. (N. 39 Tag.)	Leitungswasserkultur zu Grunde gegangen.								
	Zuckerwasser (1½ %)	1	.	2	.	0	14,3	0	
		2	.	1	.				
		3	.	2	.				
		4	.	2	.				
		5	.	1	.				
		6	.	2	.				
		7	.	.	.				
	Nährlösungskultur zu Grunde gegangen.								

Die Leitungswasserkulturen erzeugten am Anfang Neubildungen (Tabelle 10a vier Beiwurzeln und eine Achselknospe; Tab. 10b vier Beiwurzeln), aber die Sprosse verloren bald die Blätter und gingen langsam zugrunde. Sie waren nur solange befähigt, Neubildungen zu produzieren und sich am Leben zu erhalten, als die aufgespeicherten Betriebsstoffe ausreichten, dann starben sie an der Basis beginnend langsam ab. Das Verhalten der Sprosse in anorganischer Nährlösung war gleich wie in Leitungswasser; mit nur anorganischer Nahrung war ihr Weiterbestehen unmöglich. Dagegen erzeugten die Sprosse in Zuckerwasser nicht nur am Anfang Neubildungen, namentlich Beiwurzeln, sondern die Produktion stieg später noch, und die Sprosse konnten am Leben erhalten werden; zwar verloren sie langsam ihre Blätter als funktionslos gewordene Organe.

b. Mit unbeblätterten Sprossen.

(Hierzu Tabelle No. 11a und b.)

Tabelle No. 11a.

Datum	Art der Kultur	Knotenzahl der Sprosse von der Basis b. z. Spitze	Ausgetriebene Achselknospen	Hervorgebrochene Beiwurzeln	Durchmesser der verdickten Knoten in cbmm	Gesamtzahl der ausgetriebenen Achselknospen. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtzahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtinhalt der verdickten Knoten in cbmm. (Auf 10 Knoten berechnet)	Bemerkungen
5. September 1905. (Nach 11 Tagen.)	Zuckerwasser ($1\frac{1}{2}$ %)	1+	.	2	.	3	9	4,2	
		2	.	2	.				
		3	.	1	2				
		4	.	.	.				
		5	.	1	.				
		6	1	.	.				
		7	.	2	.				
		8	1	.	.				
		9	.	1	.				
		10	1	.	.				
	Nährlösung	1	.	2	.	1,1	2,2	0	
		2	.	.	.				
		3	.	.	.				
		4	.	.	.				
		5	.	.	.				
		6	.	.	.				
		7	.	.	.				
		8	.	.	.				
		9	1	.	.				
3. Okt. 1905. (N. 39 Tag.)	Zuckerwasser ($1\frac{1}{2}$ %)	1+	.	2	2,5	5	14	26,3	
		2	.	2	.				
		3	.	4	3				
		4	.	2	2				
		5	.	.	.				
		6	1	1	.				
		7	1	2	.				
		8	1	.	.				
		9	1	1	.				
		10	1	.	.				
	Nährlösungskultur zu Grunde gegangen.								

Tabelle No. 11b.

Datum	Art der Kultur	Knotenzahl der Sprosse von der Basis b. z. Spitze	Ausgetriebene Achselknospen	Hervorgebrochene Beiwurzeln	Durchmesser der verdickten Knoten in cbmm	Gesamtzahl der ausgetriebenen Achselknospen. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtzahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln. (Auf 10 Knoten berechnet)	Gesamtinhalt der verdickten Knoten in cbmm. (Auf 10 Knoten berechnet)	Bemerkungen
7. Sept. 1905. (N. 12 Tag.)	Zuckerwasser ($1\frac{1}{2}$ %)	1+	.	3	.	1,7	8,3	0	
		2	.	.	.				
		3	.	1	.				
		4	.	.	.				
		5	.	1	.				
		6	1	.	.				
	Nährlösung	1	.	.	.	0	2,9	0	
		2	.	1	.				
		3	.	1	.				
		4	.	.	.				
		5	.	.	.				
		6	.	.	.				
		7	.	.	.				
5. Okt. (Nach 40 Tagen).	Zuckerwasser ($1\frac{1}{2}$ %)	1	.	3	2	1,7	11,7	6,9	
		2	.	.	.				
		3	.	2	.				
		4	.	1	.				
		5	.	1	.				
		6	1	.	.				
	Nährlösungskultur zu Grunde gegangen.								

Die Leitungswasserkulturen sind nicht angegeben, weil die Sprosse, ohne Neubildungen hervorgebracht zu haben, zugrunde gingen. Die Kulturen in anorganischen Nährlösungen erzeugten ohne Blätter weniger neue Organe als mit solchen, da durch das Entfernen derselben ihnen weniger organische Stoffe zu Gebote standen; sie starben auch früher ab. Das Verhalten der $1\frac{1}{2}\%$ Zuckerwasser-Kulturen ist ein ähnliches wie bei den beblätterten Sprossen, nur daß durch das Abschneiden der Blätter die Sprosse hier zum Austreiben von Achselknospen veranlaßt wurden, aus demselben Grunde, wie bei den Lichtkulturen ohne Blätter. Die Zahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln war anfangs eine größere, stieg aber später weniger an. Die Schlußfolgerungen, die sich aus diesen Ergebnissen ziehen lassen, sind schon bei Besprechung der Lichtkulturen angeführt worden (b. Mit unbeblätterten Sprossen), sodaß hier nur darauf verwiesen werden mag.

3. **Versuche bei teilweisem Lichtabschluss.**

a. Ein Teil der Sprosse ist verdunkelt.

Auf die gleiche Weise wie bei den schon besprochenen Kulturversuchen wurden auch hier in den fünf Flüssigkeiten Kulturen ausgeführt. Sprosse mit Blättern, bei welchen die Sproßspitzen und die herausgewachsenen Seitensprosse abgeschnitten wurden, wurden mit ihren apikalen Hälften in Tuben aus schwarzem Karton eingeführt, und die Durchbohrung alsdann dicht mit Watte ausgefüllt, um ein vollkommenes Verdunkeln zu erreichen; die basalen Hälften waren hingegen dem vollen Tageslicht ausgesetzt. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tabelle No. 12 angegeben, welche auf dieselbe Art zusammengestellt ist wie die früheren Tabellen; nur sind die Neubildungen im Hellen und im Dunkeln getrennt berechnet, und zwar auf fünf Knoten.

Diese Versuche haben sehr schön gezeigt, wie aus der Tabelle No. 12 und der Abbildung Tafel X, Figur I, welcher Sproß der Leitungswasserkultur entnommen ist, hervorgeht, daß die Dunkelheit im hohen Maße begünstigend auf die Knöllchenbildung wirkt. Bei allen Kulturen ist keine Verdickung der im Hellen sich befindlichen basalen Knoten eingetreten; dagegen sind bei den apikal gelegenen Knoten mächtige Knöllchen entstanden, obgleich, wie aus den früheren Versuchen hervorging, die basalen sonst bei der Knöllchenbildung bevorzugt sind. Der Gesamtinhalt der im Dunkeln verdickten Knoten überstieg weit den der Lichtkulturen. Die Zahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln war entsprechend den Verdickungen eine große, überstieg aber die der Lichtkulturen nicht. Die Beiwurzeln entwickelten sich wie beim Lichtzutritt auch beim Lichtabschluß nicht weiter; sie blieben auf dem gehemmten Zustand stehen. Verdunkelung wirkt also nicht fördernd auf das Wachstum der Beiwurzeln; diese werden nur durch genügende Feuchtigkeit zum Weiterwachsen veranlaßt.

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, erzeugten auch die am Licht befindlichen Knoten ziemlich reichlich Beiwurzeln, wenigstens

Tabelle No. 12.

Datum	Art der Kultur	Ob dunkel oder hell	Knotenzahl der Sprosse von der Basis bis zur Spitze	Ausgetriebene Achselknospen	Hervorgebrochene Beiwurzeln	Durchmesser der verdickten Knoten in mm	Gesamtzahl der im Dunkeln wie die der im Hellen ausgetriebenen Achselknospen. (Auf 5 Knoten berechnet)	Gesamtzahl der im Dunkeln wie die der im Hellen hervorgebrochenen Beiwurzeln. (Auf 5 Knoten berechnet)	Gesamtinhalt der im Dunkeln wie der im Hellen verdickten Knoten in cbmm. (Auf 5 Knoten berechnet)	Bemerkungen
[illegible]. Dezember 1905. (Nach 61 Tagen.)	Leitungswasser	hell	1+	.	4	2	0	15	5,2	
			2	.	2	.				
			3	.	2	.				
			4	.	4	.				
		dunkel	5	2	13	8,5	5	30	1091,1	
			6	1	6	6				
			7	1	4	3—4				
			8	.	1	.				
	Zuckerwasser ($^1/_2$%)	hell	1+	.	1	.	0	1,6	0	
			2	.	.	.				
			3	.	.	.				
		dunkel	4	.	5	5—5,6	3,3	18,3	200,9	
			5	.	3	3				
			6	2	3	2,5—3				
	Zuckerwasser ($1^1/_2$%)	hell	1+	.	1	.	0	5	0	
			2	.	.	.				
			3	.	2	.				
		dunkel	4	.	2	4	0	11,6	85,8	
			5	.	3	3				
			6	.	2	2				
	Glycerinwasser	hell	1+	.	.	.	0	1,2	0	
			2	.	1	.				
			3	.	.	.				
			4	.	.	.				
	[illegible]	d[illegible]	5		3	3,5				

am Anfang der Versuchsdauer. Wenn man die Produktion von

28. April 1906. (Nach 121 Tagen.)

Zuckerwasser (1½ %)	1+ 2 3 4 5 6	2 4 6	1+ 3 5 7	1	1 1 1	—	—	—	—	Fing an zu Grunde zu gehen.
Zuckerwasser (½ %)	1+ 2 3 4 5 6	3 5 7	1+ 2 4 6	2	2 1 1 2	3	1 1 2 2	2,5 1.5 1,5—2	6 11 17	Hierzu Fig. 25 mit denselben Knoten- und Internodienzahlen bezeichnet.
Leitungswasser	1+ 2 3 4 5 6 7	3 5 7	1+ 2 4 6	1	1 1 1	3,5	1 1	1,5—2 2,5—3	18 22	
Glycerinwasser (1 %)	8 1 2 3 4 5 6	8 3 5	1 2 4 6	1 1	—	—	—	—	—	

Nährlösung- und Glycerinwasserkultur zu Grunde gegangen.

Tabelle No. 13.

Datum	Art der Kultur	Knotenzahl der Sprosse von der Basis bis zur Spitze	Internodienzahl verdunkelt	Internodienzahl nicht verdunkelt	Ausgetriebene Achselknospen	Aus den Knoten hervorgebrochene Beiwurzeln	Durchmesser der verdickten Knoten in mm	Hervorgebrochene Beiwurzeln aus Internodien	Verdickte Internodien: Größter Durchmesser der Verdickung in mm	Verdickte Internodien: Länge der Verdickung in mm	Bemerkungen
20. Januar 1906. (Nach 23 Tagen.)	Leitungswasser	1+									
				1+							
		2									
				2							
		3									
			3								
		4									
				4							
		5									
			5								
		6									
				6							
		7			1						
			7								
	Zuckerwasser (1/2 %)			1							
		1									
				2							
		2									
			3								
		3									
				4							
		4									
			5								
		5									
				6							
		6			1						
			7								
	Zuckerwasser (1 1/2 %)			1+							
		1+									
			2								
		2				1					
				3							
		3									
			4								
		4				1					
				5							
		5									
			6								
		6			1						
				7							
	Nährlösung			1+							
		1+									
				2							
		2									
				3							
		3									
			4								
		4									
				5							
		5									
			6								
		6									
				7							
		7									

Tabelle No. 14.

Datum	Art der Kultur	Knotenzahl der Sprosse von der Basis bis zur Spitze	Internodienzahl verdunkelt	Internodienzahl nicht verdunkelt	Ausgetriebene Achselknospen	Aus den Knoten hervorgebrochene Beiwurzeln	Durchmesser der verdickten Knoten in mm	Hervorgebrochene Beiwurzeln aus Internodien	Verdickte Internodien: Größter Durchmesser der Verdickung in mm	Verdickte Internodien: Länge der Verdickung in mm	Bemerkungen
5. (Nach 27 Tagen.)	Leitungswasser	.		1+	.		.	.	.	.	
		1	.	.	.	.	.	.	.	.	
		.	.	2	.	.	.	.	.	.	
		2	.	.	.	.	.	.	.	.	
		.	3	.	.	.	.	.	.	.	
		3	.	.	.	.	.	.	.	.	
		.	.	4	.	.	.	.	.	.	
		4	.	.	.	.	.	.	.	.	
		.	5	.	.	.	.	.	.	.	
		5	.	.	1	.	.	.	.	.	
		.	.	6	.	.	.	.	.	.	
	Zuckerwasser (½%)	.	.	1+	.	.	.	.	.	.	
		1	.	.	.	.	.	.	.	.	
		.	2	.	.	.	.	.	.	.	
		2	.	.	1	2	2,5	.	.	.	
		.	3	.	.	.	.	.	.	.	
		3	.	.	.	.	.	.	.	.	
	Zuckerwasser (1½%)	.	.	1+	.	.	.	.	.	.	
		1	.	.	.	.	.	.	.	.	
		.	2	.	.	.	.	.	1,5—2	5	
		2	.	.	1	1	.	.	.	.	
		.	3	.	.	.	.	.	.	.	
		3	.	.	.	.	.	.	.	.	
		.	.	1+	.	.	.	.	.	.	



Fig. 24.
Unbeblätterter Sproß einer $^1/_2$% Zuckerwasser-Kultur mit Knöllchen- und Beiwurzelbildung an verdunkelten Internodien.
Vergr. $^1/_1$.

Basis bis zur Spitze angegeben, sodaß die Zahlen der aufeinanderfolgenden sich zwischen zwei Knoten befindlichen Internodien auch zwischen die entsprechenden Zahlen der Knoten zu stehen kamen; außerdem sind die Internodien, entsprechend der Verdunkelung oder Nichtverdunkelung, unter verschiedene Rubriken angeordnet. Die mit einem Kreuz bezeichneten Knoten und Internodien befanden sich in der Flüssigkeit. Ferner wurden für die Beiwurzel- und Knöllchenbildung zwei spezielle Rubriken geschaffen, deren eine in zwei Teile geteilt ist; die Neubildungen sowohl der Knoten wie der Internodien sind wagerecht in derselben Reihe, unter der betreffenden Rubrik mit den entsprechenden Knoten- und Internodien angegeben.

Im Vergleich mit der Tabelle No. 9 entstanden hier viel weniger Neubildungen aus den Knoten, die Verdunkelung hatte zur Folge, daß die Bau- und Reservestoffe sich nicht nur in den letzteren ansammelten, sondern auch in den verdunkelten Internodien, wo sie das Material zu Verdickungen und Beiwurzelbildungen lieferten. Die Knöllchen der Knoten als auch der Internodien sind ja Reservestoffmagazine. Daß nur die Verdunkelung die Knöllchen- und Beiwurzelbildung veranlaßt, geht daraus hervor, daß aus keinem nicht verdunkelten Internodium Neubildungen entstanden sind. Nur bei den Sprossen der Leitungs- und Zuckerwasser-Kulturen sind (wie aus den Tabellen No. 13 und 14 hervorgeht) Verdickungen und Beiwurzeln entstanden; die Sprosse der anderen Kulturen blieben zu kurze Zeit lebenskräftig (siehe oben), um solche produzieren zu können. Es war nämlich eine längere Zeit des Einwirkens der Verdunkelung notwendig, bis die Internodien reaktionsfähig wurden. Die Verdickungen an den Internodien waren nicht an bestimmte Stellen lokalisiert, sondern breiteten sich immer über einen kürzeren oder längeren Teil derselben aus; sie begannen auch etwa an zwei oder mehr Stellen und nahmen dann manchmal den größten Teil des verdunkelten Internodiums ein. In Figur 24 ist ein Teil des Sprosses der $^1/_2$% Zuckerwasserkultur abgebildet; die Zahlen an den Knoten und Internodien entsprechen denen in der Tabelle No. 13; Internodium 3 und 5 waren verdunkelt, sie zeigen die Beiwurzel- und Knöllchenbildung; jedoch sind in dieser Figur nur die stärker verdickten Partien angedeutet worden. Aus diesem Verhalten der Sprosse sieht man, daß Verdunkelung

in hohem Maße begünstigend auf die Knotenbildung wirkt, was auch die Resultate der Tabelle No. 12 bestätigen.

Daß sich nur bei den Sprossen ohne Blätter durch Verdunkelung Beiwurzeln und Verdickungen an den Internodien erzielen ließen, nicht an jenen mit Blättern, hat seinen Grund wohl darin, daß durch die direkte Zuleitung der Assimilate die Knoten mehr angeregt wurden, diese aufzuspeichern und zu verwenden, als die Internodien.

4. Versuche mit Sprossen auf Nährlösungen.

Sowohl im Hellen als auch im Dunkeln wurden Sprosse, bei welchen die Sproßspitzen abgeschnitten waren und jeder sich entwickelnde Seitensproß beizeiten entfernt wurde, mit und ohne Blätter in Schalen gelegt, welche mit den zu prüfenden fünf Flüssigkeiten angefüllt waren. Die Sprosse hatten jedoch eine viel kürzere Existenz als in den Fläschchenkulturen. Die Sprosse schwammen nämlich nur anfangs auf den Flüssigkeiten, sanken später immer mehr unter. In der ersten Zeit produzierten sie noch Neubildungen, indem Achselknospen sich entfalteten und Beiwurzeln hervorbrachen; Knöllchenbildung trat hingegen nur in sehr geringem Maße ein; die Sprosse gingen dann langsam zugrunde. Das Verhalten der beblätterten und unbeblätterten Sprosse in den Lösungen (inklusive Leitungswasser) war ähnlich wie bei den Fläschchenkulturen. Am meisten Seitensprosse trieben die Sprosse in Leitungswasser, $1^1/_2$% Zuckerwasser und in der anorganischen Nährlösung aus. Die reichlichste Beiwurzelbildung fand sich bei den Sprossen im Leitungswasser, $^1/_2$% und $1^1/_2$% Zuckerwasser. Am schnellsten starben die Sprosse in der anorganischen Nährlösung und im 1% Glyzerinwasser ab. Die im Dunkeln ausgewachsenen Achselknospen zeigten negativen Geotropismus und waren etioliert; von denselben blieben die Sprosse der Zuckerlösungen am längsten am Leben, die der anderen produzierten nur sehr wenig oder auch gar keine Neubildungen und gingen in kurzer Zeit zugrunde.

IV. Versuche mit einzelnen Sprossteilen.

1. Versuche mit Internodien und Knoten.

Isolierte Internodien und Sproßstücke mit einem und zwei Knoten wurden auf feuchtgehaltenen Sand gelegt, sowohl bei Lichtzutritt wie in der Dunkelkammer. Von 20 im Hellen ausgelegten Internodien sind 14 zu Grunde gegangen; bei vieren haben sich an je einem Ende an der Schnittfläche Verdickungen gebildet, welche zu Knöllchen von 3—4 mm im Durchmesser anwuchsen; Beiwurzeln sind nicht hervorgebrochen. An zwei Internodien haben sich nicht nur Knöllchen an der Schnittfläche gebildet, sondern es ist auch aus diesen je eine Beiwurzel hervorgebrochen (Taf. IX, Fig. 4). Daß Internodien zur Knöllchen- und Beiwurzelbildung

befähigt sind, haben die Kulturen mit verdunkelten Internodien gezeigt. Es wurde oben gezeigt, daß Beiwurzeln auch bei zwei Sprossen der Fläschchenkulturen aus Internodien hervorgebrochen waren ohne Verdunkelung, infolge des Entfernens aller Vegetationsspitzen, auch der begünstigenden Wirkung des Leitungswassers (Nahrungsmangel); bei der langen Einwirkung griff die Reaktion auf die Internodien über. Hier bei den abgetrennten Internodien wurde die Knöllchen- und Beiwurzelbildung durch die Unterbrechung des Zusammenhanges bewirkt [1]), daß diese Gebilde an der Schnittfläche und nicht an anderen Stellen entstanden, veranlaßte der Wundreiz [2]). In der Dunkelkammer ist bei einigen Internodien an der Schnittfläche auch Knöllchen- und Beiwurzelbildung eingetreten, doch mußten eine große Anzahl von Internodien ausgelegt werden, bis positive Resultate erhalten wurden.

Ein Weiterwachsen der Beiwurzeln aus den Internodien konnte nicht erreicht werden, obgleich ihnen genügend Feuchtigkeit zur Verfügung stand; die in ihnen vorhandenen Stoffe reichten nur aus, um eine Reaktion zu bewirken, aber nicht, um die Beiwurzeln vollkommen auszubilden. Die Internodien fingen bei längerem Liegenlassen an dem nicht reagierenden Ende zu schrumpfen an und starben langsam ganz ab. Sproßbildung trat niemals ein — auch nicht bei den Internodien, welche in den Doppelschalen auf die Flüssigkeiten gelegt wurden. Beiwurzelbildung konnte hingegen bei diesen Kulturen erzielt werden, doch nur am Licht, im Dunkeln gingen die Internodien alle zu Grunde.

Wenn Internodien mit einem oder zwei Knoten ohne Blätter ausgelegt wurden, so trat bei diesen nur eine geringe Verdickung und Beiwurzelbildung an den Knoten ein; daß letztere nicht an den Internodien oder an deren Schnittflächen entstanden, ist schon durch die normale Organisation [3]) verursacht; die Knoten sind die prädisponierten Organe für diese Bildungen. Auch kleine Sprosse trieben aus den Achselknospen der Knoten aus. Doch entwickelten sie sich nicht zu ganzen Pflanzen, da ihnen wegen des Fehlens der ursprünglichen Blätter zu wenig Baumaterial zufloß. Das Verhalten war am Licht und im Dunkeln dasselbe.

Wurden Knoten mit ihren beiden Blättern in feuchten Sand ausgelegt, so erzeugten sie viele Beiwurzeln, welche zu starken Wurzeln auswuchsen; die Knoten verdickten sich zu großen Knöllchen, und aus den Blattwinkeln trieben die Achselknospen aus (Taf. IX, Fig. 5), welche sich normal weiter entwickelten und kräftige Sprosse lieferten. Ob die Internodien an den Knoten gelassen oder abgeschnitten wurden, war ohne Einfluß. Diese Methode wurde auch zur vegetativen Vermehrung der Pflanze benutzt.

[1]) Nach Untersuchungen von Goebel, K., Allgemeine Regenerationsprobleme. (Flora. Bd. 95. 1905. S. 390.)

[2]) Vergleiche Goebel, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. Bd. 92. 1903. S. 133.

[3]) Vergleiche Goebel, K., Über Regeneration im Pflanzenreich. (Biologisches Centralblatt. Bd. 22. 1902. S. 491.)

Sprosse konnten immer nur aus den Blattachseln erhalten werden, aus keinem anderen Teil der Pflanze, auch aus den Blättern nicht; obgleich sehr viele ausgepflanzt wurden. Wenn die ausgetriebenen Achselknospen entfernt wurden, so gingen neue Sprosse hervor, durch wiederholtes Entfernen konnten mehrere Sprosse aus einer Blattachsel zum Entstehen gebracht werden. Die Erklärung dafür liegt einfach darin, daß in der Blattachsel, wo sich sonst die Achselknospe des Seitensprosses befindet, das Gewebe des Stammvegetationspunktes eine Zeit lang im embryonalen Zustand verbarrt und eine Anzahl von Sprossen in progressiver Reihenfolge bilden kann[1]).

Daß Sprosse nur aus den Blattachseln entstehen, beweisen auch Versuche, welche mit schon ausgebildeten Knollen angestellt wurden. Grundknollen von Topfpflanzen, deren Sprosse und Wurzeln alle abgeschnitten waren, wurden in feuchten Sand eingepflanzt, die einen mit ihrem apikalen Pol, also demjenigen, welcher den Blattachseln entspricht, und die andern mit dem basalen nach oben. Bei den Knollen, welche mit dem apikalen Pol nach oben zu liegen kamen, entwickelten sich die Sprosse und zwar aus dem apikalen Pol, also dem den Blattachseln entsprechenden Teil; sie krümmten sich negativ geotropisch und zeigten Etiolement, bis sie ans Licht kamen. Aus anderen Teilen der Knolle entwickelten sich keine Sprosse. Für die Wurzeln gilt dasselbe wie bei den vorhergehenden Versuchen; sie brechen aus allen Teilen der Knollen hervor, doch sind die Seitenteile bevorzugt.

2. Versuche mit Blättern.

Es mögen zuerst die Versuche mit Blättern so besprochen werden, wie sie aufeinander gefolgt sind, bevor versucht wird, eine Deutung der Resultate zu geben. Bei der Versuchsanstellung wurden, wo nicht speziell darauf hingewiesen wird, die Blätter auf oder in feuchtgehaltenen, mit genügend Nährstoffen durchtränkten Sand gelegt. Die Versuche a bis f nahmen am 27. Juli ihren Anfang und zwar bei Lichtzutritt.

a) 25 ganze Blätter wurden in Sand eingesetzt, so daß die Stiele in Sand und die Spreiten auf Sand zu liegen kamen. Bis zum 22. August bildete sich bei allen Blättern am basalen Ende des Stieles eine merklich größere oder kleinere Verdickung; bei zehn Blättern entstand außer derselben nichts weiter; bei zwölf wuchs aus dem basalen Ende des Blattstieles je eine 0,2 bis 1,3 cm lange Wurzel hervor; bei dreien entwickelte sich noch je eine solche in der Mitte des Stieles.

Am 2. September zeigten die Blätter folgendes Verhalten: Zwei Blätter waren zu Grunde gegangen; bei drei war keine Wurzelbildung eingetreten, sie starben später ab; bei 16 entsprangen eine bis drei Wurzeln aus dem basalen Ende des Stieles, welcher Teil sich zu Knöllchen von 2,5 bis 4 mm verdickt hatte;

[1]) Vergleiche Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898. S. 619.

bei vier Blättern entsprangen zwei oder drei Wurzeln aus dem Mittelstück des Stieles, bei welchen Blättern sich die Verdickung über den ganzen Stiel verbreitete, namentlich über das basale Ende.

Am 21. November waren noch 17 Blätter lebenskräftig. Bei den meisten entsprangen die starken meist unverzweigten bis zu zehn cm langen Wurzeln zu 2 bis 6 aus dem zu einem starken Knöllchen von 3 bis 7 mm Durchmesser herangewachsenen basalen Ende des Stieles. Eines dieser Blätter ist auf Tafel IX, Figur 6 photographiert; bei der geringeren Zahl von Blättern, wo die Wurzeln aus den basalen, wie aus den anderen Teilen des Stieles hervorkamen (Tafel IX, Figur 7), war der ganze Stiel mehr oder weniger verdickt. Später gingen einige von diesen Blättern zu Grunde; der Rest hielt sich den ganzen Winter über frisch, und bis zum August des nächsten Jahres trat keine wesentliche Veränderung an ihnen ein. Die Wurzeln vermehrten sich und wuchsen weiter, wie die Knöllchen auch an Umfang zunahmen und einen Durchmesser von über einen cm erreichten, aber keine Sprosse erzeugten, wie solche auch niemals aus Blättern erhalten werden konnten.

b) 25 ganze Blätter wurden mit der Oberseite auf trocken gehaltenen Sand gelegt, sodaß die Stiele nach oben ragten. Am 2. September waren fünf von ihnen abgestorben und bei vier keine Wurzelbildung eingetreten; bei 15 war aus dem basalen Ende des Stiels je eine 1 bis 1,5 mm lange Wurzel hervorgebrochen; bei einem Blatt hatten sich außerdem zwei aus dem Mittelteil des Stiels entwickelt. Merklich hat sich fast bei allen Blättern das basale Stielende etwas verdickt. Die aus diesen Blättern hervorgebrochenen Wurzeln sind später nicht weitergewachsen, sie blieben auf demselben gehemmten Zustand stehen, wie die Beiwurzeln der Stengelknöllchen; die Verdickungen nahmen auch nicht mehr zu. Mit der Zeit starben alle Blätter ab. Daß auch hier die Hemmung der Wurzelbildung nur auf ungenügende Feuchtigkeit zurückzuführen ist, wie bei den Stengelwurzeln, geht aus einem Parallelversuch hervor. Es wurden nämlich Blätter auf dieselbe Weise ausgelegt, nur daß sie immer begossen und mit Glasscheiben bedeckt wurden; die aus den meisten Blattstielen hervorgebrochenen Wurzeln wuchsen weiter und erreichten in kurzer Zeit den Sand. Bei diesen Blättern war die Knöllchenbildung an den Stielen eine nur sehr geringe und nahm auch nicht zu, wie auch keine weiteren Wurzeln hervorbrachen. Sie blieben lange Zeit, manche sogar den Winter über, am Leben, aber es trat keine weitere Veränderung an ihnen ein. Daß hier die Knöllchenbildung im Verhältnis zu Versuch a eine so geringe war, hat wohl seinen Grund teilweise auch darin, daß sie dort durch die Verdunkelung begünstigt, hier durch das Licht gehemmt war.

c) Je 30 Blätter wurden teils mit ihren Stielen, wie bei a, in feuchten Sand ausgepflanzt, teils mit der Oberseite auf Sand gelegt. Bei der Hälfte der Blätter beider Gruppen wurde die Hauptader an der Basis, bei der anderen Hälfte wurden einige Nebenadern durchschnitten. Anfangs gingen mehrere Blätter zu

Grunde. Bei den übrigen traten die Neubildungen auf dieselbe Art ein wie bei a und b. Die Spreiten blieben unverändert, die Schnittflächen vernarbten.

d) 25 Blätter, bei welchen der Stiel mit zwei Schnitten (Fig. 25, Blatt 6) entfernt war, wurden mit dem basalen Ende bis in halbe Höhe der Spreite in Sand gesteckt. Mehrere gingen schon nach kurzer Zeit zu Grunde, bei den anderen vernarbten die Schnittflächen. Es war bei diesen Blättern eine längere Zeit notwendig, bis Knöllchen- und Wurzelbildung eintrat, als bei den vorhergehenden. Am 4. Oktober waren noch 14 Spreiten lebenskräftig. Bei allen hatten sich an den beiden Schnittflächen ein oder zwei kleine Knöllchen gebildet, und bei 12 Blättern entsprangen aus dem basalen Ende der Knöllchen eine bis drei Wurzeln. Später nahmen die Knöllchen noch etwas an Größe zu, wie auch noch mehr Wurzeln hervorkamen (Tafel IX, Fig. 8).

e) Bei ebensoviel Blättern als bei d wurden die Spitzen abgeschnitten und mit dem apikalen Ende in Sand gesetzt. Ihr Verhalten war ein ähnliches, wie bei denen der Versuche b. Die Wurzeln entsprangen aus dem basalen Ende des Stiels. Die meisten blieben gehemmt; einige wuchsen, da sie immer feucht gehalten wurden, in den Sand. Die Schnittflächen der Spreiten vernarbten; nur bei einem Blatt wuchs aus der Schnittfläche in der Nähe der Hauptader eine 7 mm lange Wurzel hervor und wuchs weiter. Eine Verdickung der Spreite war nicht zu bemerken. Das Blatt wurde am 21. November photographiert (Tafel IX, Figur 9). Die noch übriggebliebenen Blätter dieses Versuchs wurden weiter kultiviert, doch starben alle, ohne weitere Neubildungen hervorgebracht zu haben, mit der Zeit ab. Auf dieselbe Weise wurden später noch viele Blätter ausgesetzt; doch wuchs keine Wurzel mehr direkt aus der Schnittfläche hervor.

f) Von Raciborski[1]) wurde an Blättern gewisser *Asclepiadaceen* eine Wiederbildung der gewaltsam entfernten Vorläuferspitze nachgewiesen. Bei *Ceropegia Woodii* ist eine Regeneration derselben niemals eingetreten. Es wurden sowohl Blätter auf und in Sand gelegt, als auch auf die Lösungen in den Doppelschalen. Doch zeigten sie immer dasselbe Verhalten wie ganze Blätter. Die Schnittflächen vernarbten; aber eine Wiederbildung der Vorläuferspitze wurde nicht beobachtet.

g) Blatthälften, Stücke der Lamina und Stiele wurden auf und zum Teil in Sand ausgesetzt; doch ging alles zugrunde, ohne Neubildungen hervorgebracht zu haben.

h) Bei Lichtabschluß ergaben die Versuche a bis f, was die Insertion der Wurzeln anbetrifft, dasselbe Resultat wie die Lichtkulturen. Knöllchenbildung trat bei ihnen ebenfalls, je nach der Versuchsanstellung in größerem oder geringerem Maße ein, anfangs sogar etwas früher, durch die Verdunkelung begünstigt. Doch starben die Blätter schon nach kurzer Versuchsdauer ab. Auch

[1]) Raciborski, l. c. S. 10.

entwickelten sich, wie bei Versuch b, die hervorgebrochenen Wurzeln bei den im Trockenen ausgelegten Blättern nicht weiter.

i) Sowohl am Licht als auch im Dunkeln wurden ganze Blätter und Blattstücke mit der Ober- und Unterseite auf die fünf Lösungen in den Doppelschalen gelegt. Doch ergaben sie nichts Nennenswertes, wie auch die meisten schon nach kurzem faulten. Später wurden noch mehr Blätter, welche von den Sprossen früherer Kulturversuche herstammten, in denselben Variationen, namentlich in Sand ausgesetzt, um die Ergebnisse noch weiter zu prüfen; sie waren im allgemeinen dieselben.

Erwähnt möge noch eine Versuchsreihe sein, welche am 28. Dezember 1905 auf feuchtgehaltenem Sand bei Lichtzutritt an-

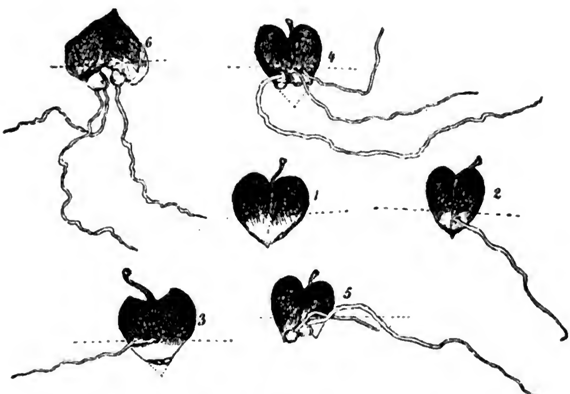


Fig. 25. Blätter mit Wurzeln von Sandkulturen (Erklärung im Text). Vergr. $^1/_1$.

gestellt wurde und bei welcher zwei Versuchsmethoden neu hinzukamen und eine schon früher angewendete ein anderes Ergebnis gab.

k) 15 ganze Blätter wurden mit dem apikalen Ende der Spreite in Sand gesetzt. Bei einigen brachen aus dem basalen Ende des Stieles Wurzeln hervor, welche im gehemmten Zustand verweilten. Nur bei zweien wuchsen sie in die Erde hinein. Knöllchenbildung trat nur sehr wenig an dem basalen Ende des Stieles ein. In den beiden folgenden Versuchsmethoden waren die Neubildungen am Stiel ähnlich. Die Blätter verblieben den ganzen Winter und Frühjahr über im Sand, ohne weitere Veränderungen zu zeigen. Am 26. Juni 1906 waren noch sechs Blätter am Leben. Bei allen diesen war der apikale Teil der Spreite, soweit er in der Erde war, hell, chlorophyllos und etwas verdickt geworden (Fig. 25, Blatt 1). Am Stiel war keine Knöllchenbildung eingetreten. Aus

dem basalen Teil der Verdickung, gerade an der Grenze, hatte sich aus einem Blatt eine 3 cm lange Wurzel entwickelt (Figur 25, Blatt 2). Später wuchs noch an zwei Blättern an derselben Stelle je eine Wurzel hervor. Die Verdickungen am apikalen Ende der Spreite erreichten eine ungefähr doppelte Dicke, wie der basale, assimilierende Teil über der Erde.

l) 38 Blätter, bei welchen die Spitze der Spreite mit einem Schnitt entfernt war, wie bei e, wurden mit dem apikalen Ende in Sand gepflanzt. Hier, wie auch bei m, trat die Knöllchenbildung früher ein als bei k. Bis zum 3. April 1906 waren 17 Blätter zu Grunde gegangen; bei zwölfen war keine Veränderung zu bemerken; bei neun hatten sich aus der Schnittfläche kleine Hervorwölbungen, Knöllchen, 1—2 an einem Blatt, gebildet; der in der Erde befindliche Teil der Spreite war auch etwas angeschwollen [Tafel IX, Figur 10 (von der Oberseite) und 11 (von der Unterseite)]. Wurzelbildung war an der Lamina bis dahin nicht zu bemerken. Bis zum 5. Mai hatten sich bei allen übriggebliebenen 16 Blättern an der Schnittfläche der Spreite kleine Knöllchen gebildet, die Verdickung des in der Erde befindlichen apikalen Teiles der Lamina hatte zugenommen, und bei zwei Blättern war aus dem basalen Ende der Verdickung je eine 1,5—2 cm lange Wurzel gewachsen. Am 26. Juni zeigte die Verdickung des in der Erde sich befindenden Abschnitts der Lamina mindestens die doppelte Breite, wie der basale, über der Erde befindliche Teil. Die Knöllchen an den Schnittflächen hatten an Größe etwas zugenommen. Aus zehn Blättern entsprangen eine bis mehrere Wurzeln, doch immer nur aus dem basalen Ende der knöllchenartigen Verdickung der Spreite, und zwar in gleichem Maße auf der Unter- als auf der Oberseite der Blätter (Fig. 25, Blatt 3 von der Unterseite und Blatt 4 von der Oberseite). Bei einem Blatt entwickelten sich sogar je eine Wurzel auf der Ober- und auf der Unterseite. Aus der Schnittfläche der Spreiten ging bei keinem Blatt eine Wurzel hervor, auch nicht aus der Mitte der Verdicknng der Lamina, sondern immer aus ihrem basalen Ende.

m) Bei 36 Blättern wurden die Spitzen der Spreiten längs der Hauptader halbiert, und ebenso wie bei k und l mit dem apikalen Ende in Sand gesetzt. Am 3. April 1906 waren noch 21 Blätter vorhanden. Bei allen hatte sich bis zu dieser Zeit (Tafel IX, Fig. 12 [von der Unterseite] und Fig. 13 [von der Oberseite]) die Spitze verdickt, und aus den beiden Schnittflächen waren ein oder zwei kleine Knöllchen hervorgegangen. Wurzelbildung fehlte bis dahin. Bei den bis zum 26. Juni noch übriggebliebenen sechs Blättern (Fig. 25, Blatt 5) waren bei fünf aus dem basalen Teil der Knöllchen eine oder zwei Wurzeln gewachsen. Die Verdickung der Spitze hatte noch ziemlich zugenommen.

Hieran mögen noch die Ergebnisse der Versuche mit Blättern, bei welchen die Stiele entfernt und welche mit dem basalen Teil der Lamina in Sand gepflanzt worden waren, angeschlossen werden, weil bei diesen die Wurzeln (Fig. 25, Blatt 6) immer aus dem unteren, basalen Teil der Knöllchen den Ursprung nahmen, also

hier wie bei den Blättern mit halbierter Spitze entsprangen, obgleich die Lage der Blätter eine umgekehrte war. Ehe dazu übergegangen wird, eine wenigstens teilweise Erklärung über die Ergebnisse dieser Versuche zu geben, seien einige allgemeine Probleme über die Regenerationserscheinungen, speziell die, welche sich auf Blätter beziehen, erwähnt.

Der Reiz, welcher die Neubildungen an Stücken von Pflanzen, z. B. an Blättern hervorruft, führt Goebel[1]) einmal auf die Verwundung als solche und dann auf die Unterbrechung des Zusammenhanges mit anderen Organen, speziell auf die Unterbrechung der Leitungsbahnen zurück. Daß Verwundung Veranlassung zur Neubildung geben kann, zeigen ja die Erscheinungen der Vernarbung (im weitesten Sinne). Daß aber bei der Regeneration nicht die Verwundung als solche in erster Linie in Betracht kommt, sondern die Aufhebung des Zusammenhanges mit anderen Organen, stellte Goebel an einer Anzahl von Fällen fest, so an dem Verhalten bewurzelter *Bryophyllum*-Blätter.

Namentlich durch Vöchtings[2]) Untersuchungen ist die Aufmerksamkeit der Forscher auf jene Erscheinungen gelenkt worden, die man als Polarität zu bezeichnen pflegt. Diese äußert sich darin, daß bei Sproßstecklingen am apikalen Ende die Sproßbildung, am basalen die Wurzelbildung bevorzugt ist, während sich Wurzelstecklinge umgekehrt verhalten, und bei Blättern, worauf es hier speziell ankommt, in den typischen Fällen überhaupt keine Polarität hervortritt, sondern sowohl Wurzel- als Sproßbildung am basalen Ende auftreten. Nach Goebel[3]) ist die Polarität bei der Regeneration der Ausdruck der in den Pflanzen vorhandenen Baustoffverteilung. Die Bevorzugung der Basis an Blättern hängt damit zusammen, daß in ihnen normal eine Wanderung der Baustoffe in basipetaler Richtung stattfindet.

Lindemuth[4]) hat Blätter von 65 Arten zur Bewurzelung gebracht; doch nur bei 15 von diesen ist Sproßbildung eingetreten, es ist also nur ein kleiner Teil von Blättern befähigt, Sprosse hervorzubringen. Die Blätter von *Ceropegia Woodii* erzeugen, wie aus den Versuchen hervorgeht, leicht Wurzeln, sind aber nicht imstande, Sprosse zu bilden, welches Verhalten von Goebel als „unvollständige Regeneration“ bezeichnet wird. Daß auch bei ihnen keine Polarität hervortritt und die Wurzeln größtenteils an der Basis entstehen, also die Stromrichtung der Baustoffe für ihre Entstehung maßgebend ist, zeigen die Blätter, welche mit dem Stiel in Sand und die, welche mit der Oberseite auf Sand gelegt wurden.

---

[1]) Goebel, K., Morphologische und biologische Bemerkungen (Flora. Bd. 92. 1903. S. 133) und Allgemeine Regenerationsprobleme. (Flora. Bd. 95. 1905. S. 390.)

[2]) Vöchting, H., „Über Organbildung im Pflanzenreich“. Teil 1. 1878.

[3]) Goebel, K., Allgemeine Regenerationsprobleme. (Flora. Bd. 95. 1905. S. 407 und 409.)

[4]) Lindemuth, H., Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproßbildung auf Laubblättern (Blattstecklingen). (Gartenflora. 1903. S. 622.)

Bei beiden entstanden, obgleich die letzteren verkehrt lagen, die Wurzeln zunächst nur an der Basis des Stieles, erst später folgten diesen im Laufe der Zeit an manchen Blättern noch weitere Wurzeln auf der ganzen Länge des Stieles bis in die Nähe der Lamina, welches Verhalten auch Voechting[1]) für die Blätter von *Heterocertron diversifolium* angibt An der Lamina selbst waren, wenn der Stiel entfernt war, die Wurzeln ebenfalls nur an der Basis inseriert, sie entsprangen immer aus den basalen Teilen der Knöllchen, welche sich aus den Schnittflächen gebildet haben. Auch bei allen übrigen Blättern, unbekümmert, zu welcher Jahreszeit sie zu den Untersuchungen von den Sprossen abgeschnitten wurden und welcher Versuchsreihe sie angehörten, gingen die Wurzeln anfangs nur aus dem basalen Teil des Stieles hervor. Nur bei einem einzigen Blatt (Taf. IX, Fig. 9) brach direkt eine

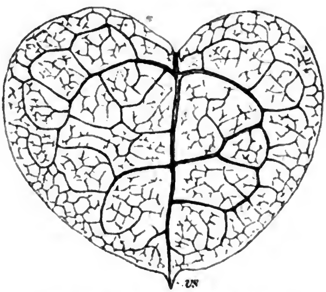


Fig. 26. Nervatur eines Blattes.
vs Vorläuferspitze. Vergr. $^{15}/_{1}$.

Wurzel aus der Schnittfläche der Spreite hervor, und zwar nicht aus der Hauptader, sondern aus dem seitlichen Teil. Wie aus den Versuchen namentlich von Voechting und Goebel hervorgeht, entspringen die Neubildungen nicht nur aus der Basis der interkalar wachsenden Blätter, sondern auch, wenn Blattstücke verwendet werden, aus der Basis der letzteren. Die Wurzeln entspringen bekanntlich immer endogen, für ihren Ursprung ist der Verlauf der Adern ausschlaggebend. In Figur 26 ist die Nervatur eines Blattes gezeichnet. Die Adern verlaufen nicht nur vom basalen zum apikalen Ende, dazwischen verbunden durch zahlreiche Anastomosen, sondern beschreiben häufig Bogen, sogar schon die Seitennerven erster Ordnung, sodaß ihr Verlauf ein umgekehrter wird. Auch die letzten Verzweigungen der Nervatur verlaufen unregelmäßig nach dem basalen wie apikalen Ende des Blattes zu. Wenn die Spitze eines Blattes mit solcher Nervatur entfernt wird,

[1]) Voechting, H., l. c. S. 101.

werden nicht nur die apikalen Enden der Nerven abgeschnitten, sondern es geschieht auch das Umgekehrte, sodaß das basale Ende einer Ader sich an der Schnittfläche und das apikale sich weiter in der Spreite drin befinden kann. Daß die Stromrichtung für das Entstehen der Wurzeln ausschlaggebend ist, geht aus den Ergebnissen an allen wurzeltreibenden Blättern hervor. Beim eben angeführten Fall war sie aller Wahrscheinlichkeit nach auch maßgebend, indem aus dem basalen Ende eines Nervs die Wurzel den Ursprung genommen hat. Dabei konnte auch der Wundreiz mitgewirkt haben, was daraus hervorgeht, daß er nicht nur Veranlassung zur Vernarbung, sondern auch zur Knöllchenbildung geben kann.

Ebenso wie für die Wurzelbildung ist die Stromrichtung für die Knöllchenbildung leitend. Die Knöllchen entstehen immer an der Basis der Stiele, und wenn diese abgeschnitten werden, an der Basis der Lamina; erst später ergreift die Verdickung weitere Teile des Stieles und der Lamina. Die Knöllchenbildung geht sogar der Wurzelbildung voraus, sodaß für die Weiterentwickelung der Wurzeln schon ein genügendes Material an Baustoffen vorhanden ist.

Schon komplizierter und schwieriger ist die Erklärung für die Blätter der Versuchsmethoden k, l und m. Auch bei diesen Blättern entstanden anfangs nur an der Basis der Stiele Knöllchen und Wurzeln. Daß die meisten auf dem gehemmten Zustand stehen geblieben sind, kommt hier nicht in Betracht, doch übte dies einen ausschlaggebenden Einfluß auf das weitere Verhalten der Blätter aus; denn bei denjenigen, deren Wurzeln Boden gefaßt hatten, fand keine weitere Wurzelbildung an der Lamina statt. Also war den hier in Betracht kommenden Blättern der Versuchsreihen k, l und m wegen zu geringer Feuchtigkeit die Möglichkeit entzogen, die Wurzeln an den für sie prädisponierten Stellen zu entfalten. Auch die Knöllchenbildung war an diesen Stellen durch den Lichtzutritt gehemmt, obgleich sie normaler Weise an der Basis der Stiele sich bilden sollte, da ja die Stromrichtung die basipetale ist. Infolge der hemmenden Wirkung der Beleuchtung auf die Knöllchenbildung und der für das Entfalten der Wurzeln zu geringen Feuchtigkeit, wie andererseits durch die infolge Verdunkelung bewirkte Förderung der Knöllchenbildung wurde die Stromrichtung verändert. Daß sie sich verändert hat, geht daraus hervor, daß die Knöllchenbildung an dem apikalen, in der Erde befindlichen Teil vor der Wurzelbildung eintrat, also die Baustoffe für die Verdickungen nur aus dem basalen assimilierenden Teil der Blätter herstammen konnten. Zuerst erfolgte die Knöllchenbildung bei den Versuchsreihen l und m direkt aus den Schnittflächen hervor, und zwar eher als bei der Versuchsmethode k. Dies ist wohl auf den Wundreiz zurückzuführen, welcher an diesen Stellen eine schnellere und reichlichere Teilung der Zellen bewirkte. Daß er aber für die Knöllchenbildung nicht ausschlaggebend ist, zeigt die Versuchsmethode k, bei welcher sich der

apikale Teil der Lamina bei Abwesenheit jeglicher Verletzung um das Doppelte verdickt hat.

Das Entspringen der Wurzeln dieser Blätter aus dem apikalen Teil der Lamina war eine direkte Folge der Veränderung der Stromrichtung. Daß sie immer nur an dem basalen Teil der Verdickungen inseriert waren, kann mithin dahin gedeutet werden, daß die basalen Teile des Blattes für die Wurzelbildung die bevorzugten sind, was auch wohl damit im Zusammenhang steht, daß bei den interkalar wachsenden Blättern gegen die Basis zu immer jüngere Zonen liegen würden.

Ob die Erklärung des Ursprungs der Wurzeln aus dem basalen Teil der Verdickungen eine zutreffende ist, muß dahingestellt bleiben. Daß aber die Stromrichtung maßgebend ist für die Knöllchen- und Wurzelbildung, haben die angestellten Versuche aufs neue dargetan.

V. Zusammenfassung.

1. Sprosse treiben nur aus den Blattachseln der Knoten hervor; an Internodien, Blattstielen und Blattspreiten konnten solche nicht erzielt werden. Für die Knöllchen- und Beiwurzelbildung sind die Stengelknoten die prädisponierten Entstehungsorte. Bei bestimmter Versuchsanstellung (nach Isolierung) treten diese Bildungen auch an Internodien und Blättern auf.

2. Frei herabhängende Sprosse wachsen nur mit der Sproßspitze weiter; sie bilden normal an Knoten Stengelknöllchen und Beiwurzeln. Die Beiwurzeln haben ein beschränktes Wachstum, sie werden durchschnittlich nur 1 mm lang. Die Zahl der hervorgebrochenen Beiwurzeln entspricht der Größe der Knöllchen.

3. Bei auf Erde liegenden Sprossen bleiben die Beiwurzeln nicht dauernd im Wachstum gehemmt, sondern wachsen weiter und bilden kräftige auch verzweigte Wurzeln in der Erde. Es treiben auch Achselknospen aus und zwar meistens aus den Knoten, welche in die Erde gewachsene Beiwurzeln besitzen. Die Seitensprosse wachsen kräftig weiter.

4. In Leitungswasser kultivierte Sprosse zeigen reichliche Knöllchen- und Beiwurzelbildung, die Zahl der ausgetriebenen Achselknospen ist eine große; also werden die Sprosse durch Nahrungsmangel zu Neubildungen angeregt. Rohrzucker und Glycerin üben einen begünstigenden Einfluß auf die Knöllchen- und Beiwurzelbildung aus, dagegen wirken sie auf das Austreiben der Achselknospen hemmend. *Ceropegia Woodii* ist befähigt, mit Rohrzucker als einziger Nahrung Neubildungen zu erzeugen und wenigstens eine Zeit lang zu existieren; mit Glycerin nicht. Mit nur anorganischer Nahrung, ohne Assimilation, war das Weiterbestehen der Sprosse unmöglich.

5. Das Nichtaustreiben der Achselknospen ist auf unzureichende Zufuhr von Baustoffen und Wasser zurückzuführen. Infolge Hemmung des Wachstums der Sproßspitze werden die Achsel-

knospen der jüngeren Knoten zum Austreiben gebracht; wenn diese an der Entwickelung gehindert sind, werden neue erzeugt. Infolge Hemmung des Wachstums der Sproßspitze und des Austreibens der Achselknospen werden die Grundknollen zum Austreiben neuer Sprosse veranlaßt. Lichtabschluß ist auf das Austreiben der Achselknospen ohne Einfluß, auf das Weiterwachsen der Sprosse wirkt es hemmend. Durch die reichliche Wasser- und Nährstoffaufnahme begünstigen die Beiwurzeln, welche in die Erde gewachsen sind, das Austreiben der Achselknospen. Die Wachstumshemmung an den Vegetationsspitzen übt eine größere Wirkung auf das Austreiben der Achselknospen aus, als es die in die Erde gewachsenen Beiwurzeln tun (Wasser- und Nährstoffaufnahme). Infolge des Abschneidens der Blätter werden die Sprosse bestrebt, diese durch Austreiben von Achselknospen zu ersetzen.

6. Die Entwickelungshemmung der Beiwurzeln ist auf geringe Feuchtigkeit zurückzuführen. Jene Hemmung bewirkt als auslösender Reiz die Erzeugung weiterer Beiwurzeln. Für das Weiterwachsen der Beiwurzeln ist genügende Feuchtigkeit notwendig; Lichtabschluß wirkt nicht fördernd. Das Auswachsen der Beiwurzeln verringert das Hervorbrechen weiterer Beiwurzeln.

7. Die Wachstumshemmung der Vegetationsspitzen begünstigt die Knöllchenbildung; die Begünstigung ist noch größer, wenn sowohl die Vegetationsspitzen in ihrer Entwicklung gehemmt werden als auch das Austreiben der Achselknospen verhindert wird. Die Knöllchenbildung wird durch Lichtabschluß begünstigt, sogar veranlaßt.

8. Die Stromrichtung ist maßgebend für die Entstehung der Knöllchen und Wurzeln bei Blättern.

Literaturverzeichnis.

De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der *Phanerogamen* und *Farne*. Leipzig 1877.

Chauveaud, Gustave, Recherches embryogéniques sur l'appareil lactifère des *Euphorbiacées, Urticacées, Apocynées* et *Asclépiadées*. (Ann. sc. nat. Sér. 7. Tom. 14. 1891). Nach dem Referat von L. Klein. Botanisches Centralblatt. Band 48. 1891.

Engler, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil IV. Abteilung 2. Leipzig 1895.

Gartenflora. 1900.

Godlewski, Biologisches Centralblatt. Band 9. 1899.

Goebel, K., Allgemeine Regenerationsprobleme. (Flora. Band 95. 1905.)

—, Morphologische und biologische Bemerkungen. (Flora. Bd. 92. 1903.)

—, Über Regeneration im Pflanzenreich. (Biologisches Centralblatt. Bd. 22. 1902.)

—, Organographie der Pflanzen. Jena 1898.

Jost, Ludwig, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

Krabbe, G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. (Pringsheims Jahrbücher. Bd. 18. 1887.)

Lindemuth, Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproßbildung auf Laubblättern (Blattstecklingen). (Gartenflora. 1903. Heft 32.)

Mayus, Oscar, Beiträge über den Verlauf der Milchröhren in den Blättern. (Beihefte zum Botanischen Centralblatt. Bd. 18. 1905.)

v. Mohl, Hugo, Einige Andeutungen über den Bau des Bastes. (Botanische Zeitung. 1855.)

Petersen, O. G., Über das Auftreten bicollateraler Gefäßbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Wert derselben für die Systematik. (Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. Bd. 3. 1882.)

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Band 1 u. 2. 1904.

Raciborski, Über die Vorläuferspitze. (Flora. Bd. 87. 1900.)

Schenk, A., Handbuch der Botanik. Breslau 1882.

Solereder, H., Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den *Dicotyledonen*. (Inaugural-Dissertation.) München 1885.

Treiber, K., Über den anatomischen Bau des Stammes der *Asclepiadaceen*. (Botanisches Centralblatt. Bd. 48. 1891.)

Vöchting, Hermann, Über die Bildung der Knollen. (Bibliotheca botanica. Heft 4. 1887.)

—, Über Organbildung im Pflanzenreich. Band 1. 1878.

Zimmermann, A., Die botanische Mikrotechnik. Tübingen 1892.

Erklärung der Tafeln.

Taf. IX. Fig. 1. Verzweigter Sproß einer Kultur in Leitungswasser nach 161 Tagen Versuchsdauer photographiert. An zwei Internodien sind aus dem apikalen Ende Beiwurzeln hervorgebrochen. Diese Figur zeigt auch die Versuchsanstellung der Fläschchenkulturen. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 2. Basales Stück eines unbeblätterten Sprosses einer Kultur in Leitungswasser. Beiwurzel- und Knöllchenbildung am Internodium, welches mit Watte umwickelt war. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 3. Basales Stück eines unbeblätterten Sprosses einer Kultur in Zuckerwasser. Beiwurzel- und Knöllchenbildung am Internodium, welches mit Watte umwickelt war. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 4. Isoliertes Internodium. Knöllchen- und Beiwurzelbildung an der Schnittfläche. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 5. Isoliertes Knöllchen mit Blättern. Reichliche Beiwurzelbildung und ausgetriebene Achselknospe. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 6. Blatt mit Knöllchen- und Beiwurzelbildung am basalen Ende des Stieles. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 7. Blatt mit Knöllchen- und Beiwurzelbildung an der ganzen Länge des Stieles. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 8. Blattspreite mit Knöllchen- und Beiwurzelbildung am basalen Ende. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 9. Blatt, bei welchem das apikale Ende der Spreite abgeschnitten ist. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 10 u. 11. Blätter, bei welchen das apikale Ende der Spreite abgeschnitten ist. Knöllchenverdickungen an der Schnittfläche. Vergr. $^1/_1$.

„ Fig. 12 u. 13. Blätter, bei welchen das apikale Ende der Spreite durchschnitten ist. Knöllchenverdickungen an der Schnittfläche. Vergr. $^1/_1$.

Taf. X. Fig. 1. Sproß einer Kultur in Leitungswasser, nach 92 Tagen Versuchsdauer photographiert; entspricht der Tabelle No. 12. Apikaler Teil des Sprosses verdunkelt. Gesamtzahl der im Hellen ausgebrochenen Beiwurzeln (auf 5 Knoten berechnet) 16,2; der im Dunkeln 48,7. Gesamtinhalt der im Hellen verdickten Knoten (auf 5 Knoten berechnet) 10 cbmm; der im Dunkeln 2286,7 cbmm. Etiolierter Seitensproß aus einem apikalen Knoten. Vergr. $^2/_3$.

Sproß 2, 3, 4 und 5, Kulturen am Licht entnommen, nach 98 Tagen Versuchsdauer photographiert, gehören derselben Versuchsreihe an, entsprechen der Tabelle No. 6. Reihenfolge der Sprosse nach der Intensität der Knöllchen- und Beiwurzelbildung. Berechnungen auf 10 Knoten:

„ Fig. 2. Sproß einer Kultur in Leitungswasser. Hervorgebrochene Beiwurzeln 47,3; Gesamtinhalt der verdickten Knoten 843,5 cbmm. Vergr. $^2/_3$.

„ Fig. 3. Sproß einer Kultur in $^1/_2$ % Zuckerwasser. Hervorgebrochene Beiwurzeln 39; Gesamtinhalt der verdickten Knoten 638,9 cbmm. Vergr. $^2/_3$.

„ Fig. 4. Sproß einer Kultur in $1^1/_2$ % Zuckerwasser. Hervorgebrochene Beiwurzeln 32; Gesamtinhalt der verdickten Knoten 423,8 cbmm. Am basalen Knoten in Zuckerwasser entwickelte Beiwurzeln. Vergr. $^2/_3$.

„ Fig. 5. Sproß einer Kultur in Knop'scher Nährlösung. Hervorgebrochene Beiwurzeln 30; Gesamtinhalt der verdickten Knoten 216,6 cbmm. Am basalen Knoten in Knop'scher Nährlösung hervorgebrochene Beiwurzeln nicht weiter entwickelt. Vergr. $^2/_3$.

Über die Karyokinese bei Oedogonium.

Sechster Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese.

Von

C. van Wisselingh.

Mit Tafel XII.

Während die Zellteilung bei *Oedogonium* besonders die Aufmerksamkeit der Botaniker erregt hat, ist der Prozeß, der mit derselben zusammengeht, die Kernteilung, nur wenig studiert worden. In dieser Hinsicht bildet *Oedogonium* einen Kontrast mit *Spirogyra*, bei der die Kernteilung von mehreren Untersuchern in Einzelheiten beschrieben worden ist. Die Ursache davon ist, daß bei den dickeren Arten der Gattung *Spirogyra* die Kerne ziemlich groß sind und oft leicht beobachtet werden können. Bei den dicksten *Oedogonium*-Arten sind die Kerne gewöhnlich bedeutend kleiner als bei den dicksten *Spirogyren;* überdies sind sie verborgen hinter den dunkelgrünen, wandständigen Chromatophoren, wodurch die Untersuchung sehr erschwert wird. Die Einzelheiten, welche die Kernteilung darbietet, sind beim lebenden Objekt ganz der Beobachtung entzogen. In der Literatur habe ich denn auch wenig über die Kernteilung bei *Oedogonium* gefunden. Die wichtigsten Veröffentlichungen sind von Strasburger und Klebahn.

Historisches.

Strasburger[1]) beschreibt die Kernteilung bei *Oedogonium tumidulum* Kg. und deutet dabei wiederholt auf die Übereinstimmung mit der Kernteilung der höheren Pflanzen. Er erwähnt die Bildung der Chromosomen (Fasern) durch Zusammenschmelzung der in dem Kern anwesenden Körner, das Verschwinden des Kernkörperchens, die Gestalt der Kernspindel und das Auseinanderweichen der Kernspindelhälften. Zwischen den beiden Kernanlagen sah Strasburger eine feinkörnige Substanz. Die Tochterkerne

[1]) Zellbildung und Zellteilung. 1880. S. 190 ff.

bilden sich nach Strasburger auf die folgende Weise: Die Stäbchen (Chromosomen) in den beiden Kernanlagen verschmelzen zunächst an ihren polaren und dann an ihren äquatorialen Enden. Die Tochterkerne runden sich jetzt ab und wachsen auf Kosten des zwischen ihnen angesammelten feinkörnigen Protoplasmas, das sie nach Strasburger verschlucken. Indessen nähern die Kerne sich wieder. Die Stäbchen zerfallen in aneinander gereihte Körner und in jedem Tochterkern wird ein Kernkörperchen sichtbar. Nach Anlage der Zellplatte gehen die Tochterkerne aufs Neue auseinander.

Klebahn[1]) erwähnt die Übereinstimmung zwischen der Kernteilung bei *Oedogonium Boscii* und der der höheren Pflanzen. Er deutet aber auch auf eine wichtige Verschiedenheit hin. Er hat nämlich keine entwickelte Spindelfasern beobachten können.

Methode.

Durch Anwendung einer Untersuchungsmethode, mit welcher ich schon bei *Spirogyra*, *Fritillaria* und *Leucojum* gute Resultate erhielt[2]), habe ich versucht, auch unsere Kenntnis der Kernteilung bei *Oedogonium* zu erweitern. Für diese Untersuchung gebrauchte ich eine dicke *Oedogonium*-Art, die dickste, welche ich in der Umgebung Steenwyks finden konnte. Bei der Untersuchung zeigte es sich, daß dieselbe *Oedogonium cyathigerum* Wittr. war[3]).

Die für die Untersuchung bestimmten Pflänzchen wurden mit Hilfe des Flemming'schen Gemisches fixiert, und wenn sie in demselben einige Tage verweilt hatten, wurden sie mit Chromsäure behandelt, die ich gewöhnlich in einer zwanzigprozentigen Lösung anwendete. Durch die Einwirkung des Flemming'schen Gemisches erleiden das Kerngerüst, der Zellwandring und der äußere Zellwandteil derartige Abänderungen, daß ihre Widerstandsfähigkeit Chromsäure gegenüber bedeutend größer geworden ist. Die obengenannten Teile bleiben zurück, wenn der Zellinhalt und die Zellwand im Übrigen ganz gelöst sind. Dann lösen sich die dünnen Teile des Kerngerüstes und demzufolge fällt dasselbe auseinander. Während der Einwirkung der Chromsäure wird selbstverständlich genau beobachtet. Es versteht sich, daß die Kerne gewöhnlich nicht in den äußeren, meist zylinderförmigen Membranteilen bleiben. Neben diesen Membranteilen und den Zellwandringen schwimmen sie in der Chromsäurelösung. Bei der Anwendung einer zwanzigprozentigen Chromsäurelösung schreitet der Lösungsprozeß sehr langsam fort, so daß es viele Stunden, und bisweilen länger als einen halben Tag dauert, bis die Beobachtungen beendet sind. Bei

[1]) Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung von *Oedogonium Boscii*. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXIV. 1892. S. 235.)

[2]) Über den Nukleolus von *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1898. S. 195.) Über das Kerngerüst. (Bot. Zeitung. 1899. S. 155.) Über Kernteilung bei *Spirogyra*. (Flora. 1900. S. 355.) Untersuchungen über *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1902. S. 122.) Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. S. 201.)

[3]) van Wisselingh, C., Über den Ring und die Zellwand bei *Oedogonium*. (Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. XXIII. Abt. I. Heft 3. S 162.)

der Anwendung einer stärkere n Chromsäurelösung, z. B. einer vierzig- oder fünfzigprozentigen, wie ich sie früher benutzte, findet zwar eine schnellere Auflösung statt, aber es entsteht dann zu viel Bewegung in der Flüssigkeit. Die starke Aufschwellung des inneren Membranteils verursacht, daß die Zellen sich jedesmal verschieben, was oft sehr hinderlich ist. Bisweilen wandte ich Brillantblau extra grünlich an, um die Kerne, nachdem ich die Chromsäure mit Wasser ausgewaschen hatte, zu färben.

Der ruhende Kern.

Bei *Oedogonium cyathigerum* befindet sich der Kern im wandständigen Protoplasma in ungefähr gleicher Entfernung von den beiden Querwänden. Derselbe hat eine mehr oder weniger kugelförmige Gestalt. An der Seite der Zellmembran ist er etwas abgeplattet. Wenn die abgeplattete Seite dem Beobachter zugekehrt ist oder von ihm abgewendet ist, so erscheint der Kern fast kreisförmig. Der Kern ist scharf begrenzt, eine Erscheinung, die, wie bei anderen Kernen, aller Wahrscheinlichkeit nach auch hier mit der Anwesenheit einer Kernmembran zusammenhängt. Das Kerngerüst ist dem anderer Kerne ähnlich. Es erscheint aus Körnern zusammengesetzt, welche durch feine Fädchen miteinander verbunden sind. Wenn man bei dem mit dem Flemming'schen Gemisch fixierten Material mittelst Chromsäure das Kerngerüst isoliert hat, so kann man bei weiterer Einwirkung beobachten, daß es allmählich auseinanderfällt, weil die feinen Verbindungen gelöst werden. Man erhält dann aber nicht sogleich eine Menge lose Körner; während der Einwirkung der Chromsäure kann man sehen, daß auch dünne Fädchen frei werden, welche feinen Perlschnüren ähnlich sind.

Mehr oder weniger in der Mitte des Kernes befindet sich der Nukleolus. Ich untersuchte, ob dieser Ähnlichkeit mit dem Nukleolus von *Spirogyra* hätte, oder ob er mit den Nukleolen der höheren Pflanzen übereinstimmte. Es zeigte sich, daß Letzteres der Fall war. Nie gelang es mir, mit Hilfe von Chromsäure Fäden, wie bei *Spirogyra*, oder etwas Besonderes aus dem Nukleolus zu isolieren. Er löste sich immer in der Chromsäure auf, ohne etwas zurückzulassen. Der Chromsäure leistet er weniger Widerstand als das Kerngerüst, aus dem er während der Einwirkung allmählich verschwindet.

Die Karyokinese.

Während in dem oberen Ende einer Zelle sich ein Zellwandring oder ein mit demselben identischer, napfförmiger Zellwandteil bildet, erleidet der Kern Abänderungen, die auf eine künftige Teilung hinweisen. Die Körner im Kerngerüst sind größer als bei dem ruhenden Kern; während der Einwirkung der Chromsäure zerfällt es in Körner, Klümpchen und Fädchen, welche Perlschnüren ähnlich sind. Letztere sind deutlicher als bei dem ruhenden Kern. Der Nukleolus wird kleiner und verschwindet zuletzt ganz, während

der Kern auch seine scharfe Begrenzung verliert, was, wie bei anderen Pflanzen, wohl mit einer Auflösung der Kernmembran zusammenhängt. Dies sind die ersten Modifikationen, welche der Kern zeigt.

In folgenden Entwickelungsstadien sind die perlschnurförmigen Fäden, welche mehrere Windungen zeigen, kompakter. Allmählich verschwindet die Ähnlichkeit mit Perlschnüren. Sie bekommen eine gleichmäßige Dicke. Einige zeigen noch eine einzelne dünne Stelle, eine Erscheinung, die ich auch bei *Fritillaria*[1]) beobachtet habe. Später sind alle dünnen Teile verschwunden. Indessen haben sich die meisten feinen Verbindungen zwischen den verschiedenen Fäden gelöst. Die Fäden werden später noch kürzer, während sich die Zahl der Windungen vermindert. Aus dem Kerngerüst entstehen also eine Anzahl Kernfäden oder Chromosomen. Dieselben gruppieren sich auf eine besondere Weise. Im Polfeld[2]) kommen sie zusammen. Es befindet sich in der Mitte der der Zellmembran zugekehrten Seite. Figur 1 stellt einen Kern vor, der das Polfeld zeigt. Die Begrenzung ist bei demselben nicht so deutlich wie bei dem ruhenden Kern, während seine Form platt und länglich ist. Die feinen Verbindungen zwischen den Chromosomen sind in der Chromsäurelösung nicht wahrnehmbar und demgemäß sind sie in der Figur nicht gezeichnet worden. Die Kernfäden bleiben im Polfeld miteinander verbunden. Der gegenseitige Verband wird an dieser Stelle sogar noch fester, während alle übrigen Verbindungen zwischen den Kernfäden aufgehoben werden. Ihre freien Enden weichen in verschiedener Richtung auseinander. Die Kernplatte ist dann gebildet. Figur 2 stellt eine in Chromsäurelösung schwimmende Kernplatte vor.

Wie bei *Spirogyra, Fritillaria* und *Leucojum*[3]) kann man auch bei *Oedogonium* mittelst Chromsäure nachweisen, daß zwischen den Chromosomen feine Verbindungen vorhanden sind. Wenn das Cytoplasma und die Zellwand mit Ausnahme des äußeren Teils aufgelöst sind, so schwimmen die Kernfiguren in der Chromsäurelösung frei umher. Bei den Kernplatten bleiben die Chromosomen lange miteinander verbunden. Allmählich werden die feinen Verbindungen gelöst und die Chromosomen werden nacheinander frei. Zuletzt sind alle feinen Verbindungen gelöst und alle Chromosomen gehen auseinander (Fig. 4), vorausgesetzt, daß sie sich nicht ineinander verwickelt haben, was ihrer Windungen wegen leicht geschehen kann. Allmählich werden ihre Umrisse undeutlich und zuletzt sind sie auch aufgelöst.

Wenn die Chromosomen frei werden, so kann man leicht ihre Länge und ihre Form studieren, aber sehr schwer ist es, ihre Anzahl festzustellen. In einem folgenden Abschnitt werde ich beschreiben auf welche Weise mir das gelungen ist. Jetzt erwähne

[1]) Über das Kerngerüst. Fig. 3.

[2]) Rabl, Über Kernteilung. (Morpholog. Jahrb. Bd. X. 1885. S. 226, 281 u. 322.)

[3]) Über den Nukleolus von *Spirogyra*. S. 209. Über das Kerngerüst S. 163 u. 168.

ich nur, daß ihre Anzahl 19 ist. Die Länge der Chromosomen ist sehr verschieden. Man beobachtet sehr lange, mittelmäßig lange und kurze. Die längsten können selbst sechsmal länger sein als die kürzesten. Bisweilen konnte ich feststellen, daß eines der 19 Chromosomen bedeutend länger war als die übrigen; es gibt aber auch Kernplatten, bei denen ich diese Erscheinung nicht beobachten konnte. Die Chromosomen haben eine sehr verschiedene Form. Man findet I-, J-, L-, S-, U- und V-förmige Chromosomen, während auch noch verschiedene andere Formen vorkommen können. Die längeren sind oft U- oder V-förmig und haben dann gewöhnlich zwei gleich lange Schenkel; sie können aber auch eine ganz andere Gestalt haben. Die Befestigungsstelle ist bei den Chromosomen verschieden. Bei den längeren befindet diese sich ungefähr in der Mitte, bei den kürzeren befindet sie sich an dem einen Ende oder sie nähert sich mehr oder weniger demselben. Wo die Chromosomen aneinander befestigt sind, sind sie gewöhnlich umgebogen; ganz gerade kommen wenig vor.

Die Kernplatte teilt sich in zwei gleiche Kernplattenhälften. Die Chromosomen erleiden dabei eine Längsspaltung und ihre Hälften weichen auseinander. Dieses findet im Allgemeinen auf eine derartige Weise statt, daß die Enden der halbierten Chromosomen am längsten miteinander verbunden bleiben. Zuletzt haben die Hälften aller Chromosomen sich von einander losgelöst. Aus den 19 Chromosomen sind dann zwei Gruppen, jede von 19 halben Chromosomen, entstanden. Die Kernplatte hat sich geteilt in zwei Kernplattenhälften. Bei den Kernplattenhälften sind die Chromosomen an der den Polen der Kernfigur zugekehrten Seite durch feine Verbindungen miteinander verbunden. Während der Spaltung der Chromosomen und des Auseinanderweichens der Kernplattenhälften ist dieser gegenseitige Verband beibehalten geblieben. Die freien Enden der Chromosomen der beiden Kernplattenhälften sind einander, zugekehrt. Wenn man die Kernfiguren mit Chromsäurelösung behandelt, so kann man sich von den obenerwähnten Einzelheiten überzeugen. Die Kernplattenhälften fallen allmählich auseinander, der Auflösung der obengenannten feinen Verbindungen zufolge. Die halbierten Chromosomen kann man dann beobachten entweder ganz frei oder paarweise verbunden, wenn die Hälften der Chromosomen an ihren Enden noch zusammenhängen.

Figur 8 stellt die Chromosomen einer in Teilung begriffenen Kernplatte vor. Mittelst Chromsäure sind sie isoliert worden. Die Hälften der längsten Chromosomen sind an beiden Enden noch miteinander verbunden; die Hälften der Chromosomen mittelmäßiger Länge hängen noch an einem Ende zusammen, während die Hälften der kürzesten Chromosomen ganz frei umherschwimmen. Aus diesen und derartigen Beobachtungen schließe ich, daß die Trennung der Hälften anfängt, wo die Chromosomen miteinander verbunden sind, und daß bei den kürzesten und den mittelmäßig langen Chromosomen die Hälften an dem freien Ende am längsten miteinander verbunden bleiben, während bei den längsten die Verbindung an beiden Enden ungefähr gleichzeitig aufgehoben wird. Bei den kürzesten ist die

Trennung zuerst vollzogen. Auch folgt aus den Beobachtungen, daß die feinen Verbindungen zwischen den Chromosomen bei der in Teilung begriffenen Kernplatte mittelst Chromsäure leichter gelöst werden, als die Verbindungen zwischen den noch zusammenhängenden Chromosomenhälften.

In Bezug auf die Übereinstimmung der Karyokinese bei *Oedogonium* mit der bei höheren Pflanzen ist die Lösung der Frage, ob auch bei *Oedogonium* eine Kernspindel vorkommt, von großer Bedeutung. Wenn auf die Frage eine verneinende Antwort gegeben werden muß, wie Klebahn gemeint hat, so würde die Karyokinese bei *Oedogonium* mit der der höheren Pflanzen nebst Punkten von Übereinstimmung auch eine große Verschiedenheit darbieten. Ich habe deshalb genau auf die Anwesenheit einer Kernspindel Acht gegeben, und in der Tat ist es mir gelungen, diese in verschiedenen Entwicklungsstadien sehr deutlich zu beobachten. Die Kernspindel bei *Oedogonium* ist der von *Spirogyra* und höherer Pflanzen ähnlich, aber die Spindelfasern sind viel feiner, sodaß es sehr begreiflich ist, daß andere Beobachter, die bei *Oedogonium* die Karyokinese nur beim lebendigen Objekt oder nach einer anderen als der von mir befolgten Methode studierten, dieselbe nicht haben unterscheiden können.

Wenn die Kernplattenhälften auseinander gewichen sind, so zeigt es sich, daß sie noch durch feine Spindelfasern verbunden sind, welche man auf die folgende Weise nachweisen kann: Mittelst einer 20prozentigen Chromsäurelösung isoliert man die Kernfigur durch Auflösung der inneren Zellwand und des Cytoplasmas. Bemerkenswert ist es, daß die beiden umherschwimmenden Kernplattenhälften einander gegenüber genau dieselbe Stellung behalten. Das kommt dadurch, daß die Kernspindel der Einwirkung der Chromsäure etwas länger Widerstand leistet als das übrige Cytoplasma. Zuletzt werden die Spindelfasern aufgelöst. Die Kernplattenhälften sind dann nicht mehr genau einander gegenüber gestellt; sie trennen sich und schwimmen jede für sich in der Chromsäurelösung umher, bis sie der Auflösung der feinen Verbindungen zwischen den Chromosomen zufolge auseinander fallen. Die feinen Spindelfasern sind in der Chromsäurelösnng schwer zu unterscheiden, aber wenn man die Chromsäure mit Wasser vorsichtig wegwäscht, so kann man die Spindel sehr deutlich wahrnehmen. Man sieht dann eine Anzahl feiner, fadenartiger, bogenförmiger Verbindungen zwischen den beiden Chromosomenbündeln (Fig. 3). Am Rande der Kernfigur kann man bisweilen wahrnehmen, daß die Verbindungen den Chromosomen entlang nach den Polen der Kernfigur laufen. Wenn die Chromsäure etwas lange eingewirkt hat, so beobachtet man zwischen den beiden Kernplattenhälften nur Reste der Kernspindel, welche einer körnigen Substanz ähnlich sind. Wenn die Kernplattenhälften sich schon bedeutend modifiziert haben und kleinen Kernen ähnlich sind, gelingt es noch auf die obenerwähnte Weise, die mehr oder weniger zurückgegangene Spindel nachzuweisen (Fig. 5). Dieselbe zeigt dann einige Ähnlichkeit mit einer körnigen Substanz. Später

konnte ich sie nicht mehr wahrnehmen. Ich nehme an, daß sie im Cytoplasma aufgelöst oder verteilt wird.

Die Tochterkerne, die an den Polen der Kernfigur sich schon in bedeutender Entfernung voneinander befinden, kommen später wieder sehr nahe aneinander und nehmen dann genau einander gegenüber eine Stelle an beiden Seiten der neuen Querwand, welche indessen gebildet ist, ein. Figur 7 stellt die beiden Tochterkerne vor, während dieselben sich in der Chromsäurelösung befinden. Das umringende Cytoplasma hat sich aufgelöst, aber die dünne Querwand noch nicht. Dieselbe breitet sich anfangs nur durch den mittleren Teil des Protoplasten aus. Später breitet sie sich bis an die Längswand aus, wobei das wandständige Chromatophor durchschnitten wird [1]). Der Protoplast ist dann in zwei Teile geteilt, aber die Querwand ist dann noch nicht an der Längswand befestigt. Sie bildet eine dünne, lose Platte in der Zelle. Die Tochterkerne entfernen sich später wieder von der Zellplatte und nehmen jeder ungefähr in der Mitte des entsprechenden Protoplasten eine Stelle ein. Sie befinden sich immer in dem wandständigen Protoplasma.

Über die Entwicklung der Kernplattenhälften zu Tochterkernen bemerke ich Folgendes: Die Chromosomen ziehen sich zusammen. Ihre freien Enden kommen an der vom Pole abgewendeten Seite zusammen und treten miteinander in Verbindung. Die Chromosomen werden an vielen Stellen dünner und demzufolge perlschnurförmig. Diese perlschnurförmigen Fäden bilden Bogen, welche sich von der nach dem Pol zugekehrten Seite zu der gegenübergestellten Seite ausbreiten. Zusammen bilden sie dann eine platte, mehr oder weniger kreisförmige oder etwas längliche Figur. Figur 6 stellt die beiden Tochterkerne in dem oben geschilderten Zustande vor, während dieselben sich in der Chromsäurelösung befinden. Die Tochterkerne erhalten eine scharfe Begrenzung, was wohl mit der Bildung einer Kernmembran zusammenhängt. Die Chromosomen teilen sich in Körner, welche durch feine Fädchen verbunden bleiben, während zwischen den verschiedenen Chromosomen auch feine Verbindungen entstehen. In den Kernen erscheinen Nukleolen (Fig. 7). Anfangs befinden sich diese an der der Zellplatte zugekehrten Seite. Sie vereinigen sich zu einem Nukleolus, der ungefähr in der Mitte des Kernes eine Stelle bekommt. Die Tochterkerne, welche anfangs gewöhnlich etwas länglich sind, wachsen, und werden allmählich mehr oder weniger kugelförmig.

Die Karyokinese ist jetzt beendet, aber die Zellteilung noch nicht. Die alte Zellwand spaltet sich um den Zellwandring oder um den dicken Rand des Näpfchens. Der Ring oder das Näpfchen streckt sich und bildet ein neues Membranstück. Demzufolge findet im Zellinhalt eine Versetzung statt und wird die lose Querwand nach oben geschoben. Wenn diese im unteren Ende des neuen Membranstückes angelangt ist, so hat sie die Stelle ihrer Be-

[1]) van Wisselingh C., Über den Ring u. die Zellwand bei *Oedogonium*. (l. c. S. 171.)

stimmung erreicht. An beiden Seiten wird sie bald von dem zellulosereichen inneren Membranteil bedeckt[1]).

Über die Bestimmung der Chromosomenzahl.

In dem vorigen Abschnitt habe ich mitgeteilt, daß es bei *Oedogonium cyathigerum* sehr schwer ist, die Zahl der Chromosomen zu bestimmen. Weil die von mir angewendete Methode zur Bestimmung der Chromosomenzahl neu ist, dieselbe ungemein viel Geduld erfordert, und ich gegen meine Erwartung eine ungerade Zahl, nämlich neunzehn, fand, so werde ich hier in Einzelheiten mitteilen, auf welche Weise ich zu diesem Resultat gekommen bin. Beim Studium der Kernplatten zeigte es sich, daß es durchaus unmöglich ist, die Zahl der Chromosomen zu bestimmen, so lange sie miteinander verbunden sind. Das Zählen der freien Enden, vorausgesetzt, daß solches ausführbar wäre, würde zu ganz unrichtigen Schlüssen führen, da einige Chromosomen an einem Ende festsitzen, während andere in der Mitte festsitzen und deshalb zwei freie Enden haben. Sogar zeigte es sich beim Auseinanderfallen der Kernplatten in freie Chromosomen und Häufchen zusammenhängender Chromosomen, durch Einwirkung verdünnter Chromsäure, daß es nicht möglich ist, bei den Häufchen, auch wenn sie nur aus drei bis fünf Chromosomen bestehen, mit Gewißheit die Zahl zu bestimmen. Die Chromosomen sind von verschiedener Länge und verschieden gebogen, während sie auf allerlei Weise übereinander liegen können. Dadurch ist es sehr schwer, ihre Zahl festzustellen. Ich habe es mir darum bei der Bestimmung ihrer Zahl zur Aufgabe gemacht, sie alle durch Einwirkung verdünnter Chromsäure zu isolieren und jedes für sich wahrzunehmen. Jedes Chromosom wurde gezeichnet und wenn der Versuch beendet und gelungen war, wurden sie mit Hilfe der Zeichnung gezählt. Die Methode ist sehr einfach, aber bei ihrer Anwendung erfährt man allerlei Schwierigkeiten, wie sich unten zeigen wird. Wenn man mit Hilfe verdünnter Chromsäurelösung den inneren Teil der Zellwand und das Cytoplasma vorsichtig aufgelöst hat, so kann man beobachten, daß viele Kerne noch in den zylinderförmigen äußeren Membranteilen sitzen und andere sich außerhalb derselben befinden. Wenn eine Kernplatte, deren Chromosomenzahl man bestimmen will, außerhalb des Restes der Zellwand liegt, so beobachtet man genau, ob nach einiger Zeit Chromosomen frei werden; einige Chromosomen werden bald losgelöst, während andere viel fester verbunden sind. Bisweilen gehen die Chromosomen wie von selbst allmählich auseinander, aber gewöhnlich bleiben einige übereinanderliegen und man muß dann versuchen, durch eine geringe Bewegung in der Chromsäurelösung eine Trennung zu vollführen. Ich versuchte solches, indem ich mit Filtrierpapier eine Spur der Flüssigkeit unter dem Deckgläschen wegsog oder mit Hilfe einer Nadel eine Spur Wasser hinzufügte

---

[1]) van Wisselingh, C., Über den Ring und die Zellwand bei *Oedogonium.* (l. c. S. 170.)

oder auf das Objektglas tickte, oder mit einer Nadel sehr sanft das Deckgläschen berührte. Alle diese Manipulationen müssen mit der größten Vorsicht und unter fortwährender genauer Beobachtung ausgeführt werden. Eine Bewegung, durch welche einige Chromosomen wegschwimmen, ohne daß man hat feststellen können, wieviel es sind, verursacht, daß der Versuch mißlingt. Auch wenn einige Chromosomen ineinander verwickelt bleiben und nicht zu trennen sind, gelingt es nicht, ihre Zahl festzustellen. Man muß darauf acht geben, daß unter dem Deckgläschen sich nicht mehr als eine Kernplatte befindet, um zu verhindern, daß zwischen ihre Chromosomen Chromosomen anderer Kernplatten geraten, was leicht eine Verwechslung veranlassen würde.

Wenn die Kernplatte in dem äußeren Membranteil sitzen geblieben ist, versuchte ich oft, auf eine andere Weise die Chromosomenzahl zu bestimmen. Ich versuchte, indem ich mit Hilfe von Filtrierpapier eine sehr geringe Strömung in der Flüssigkeit zuwege brachte, die freiwerdenden Chromosomen hintereinander aus dem äußeren Membranteil schwimmen zu lassen. Indessen wurden sie gezeichnet und nach Beendigung des Versuches gezählt. Bei dieser Art zu experimentieren können sich natürlich dieselben Schwierigkeiten darbieten, wie bei der ersterwähnten. Die Versuche dauern sehr lange; man muß jedoch keine stärkere Chromsäurelösung anwenden als eine zwanzigprozentige; besser ist es, eine noch verdünntere Lösung zu benutzen; die Versuche dauern dann zwar länger, aber die Aussicht, ein gewisses Resultat zu erhalten, ist größer.

Nachdem ich auf die oben beschriebene Weise eine Anzahl Versuche angestellt hatte, war es mir achtmal bei einer Kernplatte gelungen, alle Chromosomen für sich zu beobachten und zu zeichnen. In diesen acht Fällen deutete die Zeichnung neunzehn Chromosomen an (Fig. 4). Bei den Kernplattenhälften habe ich auch versucht, die Chromosomenzahl zu bestimmen. Weil die Zahl, nämlich der beiden Kernplattenhälften zusammen, dann das Doppelte, also 38 ist, so ist es viel schwerer, ein sicheres Resultat zu erhalten. Noch weniger gelingt es, vor der Bildung der Kernplatte die Chromosomen zu zählen. Sie sind dann länger und dünner als bei der Kernplatte und zeigen auch mehr Windungen, sodaß es nicht gelingt, sie zu trennen. Dagegen glückte es mir bei einer teilenden Kernplatte, die Chromosomenzahl festzustellen. Ich zählte zehn Chromosomenhälften, unter denen sehr lange waren, welche paarweise an den beiden Enden miteinander verbunden waren, sechzehn, die paarweise an einem Ende zusammenhingen, und zwölf, größtenteils kleinere, die ganz frei waren, im ganzen also 38 Chromosomenhälften (Fig. 8).

Kritisches und Resultate.

In Übereinstimmung mit den Ansichten von Strasburger und Klebahn habe auch ich gefunden, daß die Karyokinese bei *Oedogonium* der der höheren Pflanzen sehr ähnlich ist. Die Ähnlichkeit ist sogar noch größer, als Klebahn sich vorstellte. Von

mir wurde nämlich sehr deutlich eine aus Fasern zusammengesetzte Kernspindel wahrgenommen, während Klebahn keine Spindelfasern unterscheiden konnte.

Strasburger spricht von einer körnigen Substanz zwischen den beiden Tochterkernen, welche von denselben verschluckt wird. Ich habe bemerkt, als ob die zurückgegangene Spindel mehr oder weniger einer körnigen Substanz ähnlich ist, und es kommt mir deshalb vor, als ob die körnige Substanz, welche Strasburger beobachtete, die zurückgegangene Spindel wäre. Ich habe aber durchaus nichts wahrnehmen können, was auf ein Verschlucken von den Tochterkernen deutet, weshalb ich annehme, daß auch bei *Oedogonium* die Kernspindel aus dem Cytoplasma entsteht und in dasselbe wieder aufgenommen wird.

Was die Chromosomen angeht, so gehen die Meinungen von Strasburger und die meinigen sehr auseinander. Strasburger unterscheidet keine Chromosomen verschiedener Länge und nimmt auch nicht an, daß sie während der Karyokinese stets miteinander verbunden sind. Die von Strasburger befolgte Untersuchungsmethode gestattet es aber auch nicht, die von mir nachgewiesenen Einzelheiten zu beobachten. Es kommt mir vor, als ob dieses zu der Verschiedenheit unserer Resultate beigetragen hat. Weniger wahrscheinlich scheint es mir, daß die Karyokinese der beiden untersuchten Arten so verschieden ist.

Die von mir erhaltenen Resultate sind im Folgenden kurz zusammengefaßt:

Die Karyokinese bei *Oedogonium* zeigt große Übereinstimmung mit der der höheren Pflanzen. Die Entstehung der Kernfäden oder Chromosomen aus dem Kerngerüst, die Bildung der Kernplatte aus den Chromosomen, die Teilung der Kernplatte, die Längsspaltung der Chromosomen, die Entwicklung der Kernplattenhälften zu Tochterkernen, alle diese Erscheinungen der Karyokinese zeigen bei *Oedogonium* Ähnlichkeit mit der Karyokinese im Embryosack von *Fritillaria* und *Leucojum*. Auch bei *Oedogonium* bleiben während der Karyokinese die Chromosomen stets durch feine Verbindungen miteinander verbunden. Wie bei den höheren Pflanzen kommt auch bei *Oedogonium* eine Kernspindel zur Entwicklung. Der Nukleolus verschwindet beim Anfang der Karyokinese und in den Tochterkernen erscheinen wieder Nukleolen, welche sich zu einem einzigen Nukleolus vereinigen. Der Nukleolus stimmt überein mit den Nukleolen höherer Pflanzen und nicht mit dem von *Spirogyra*. Fäden, wie sie bei *Spirogyra* in dem Nukleolus vorkommen, oder etwas anderes von besonderer Beschaffenheit habe ich in dem Nukleolus von *Oedogonium* nicht nachweisen können. Das Interessanteste, das die Karyokinese bei *Oedogonium* darbietet, sind wohl die Chromosomen, welche sehr verschiedener Länge sind und deren Zahl 19 beträgt.

Oedogonium ist ein neues Beispiel einer Pflanze mit verschiedenen Chromosomen. Im Pflanzenreich ist diese Erscheinung sehr selten beobachtet worden. Rosenberg[1]) hat von derselben im Jahre 1905 einen interessanten Fall erwähnt. Er fand nämlich bei *Listera* in den Gonotokonten 5 größere und 11 kleinere Chromosomen und in den somatischen Kernen 10 größere und 22 kleinere. Im Jahre 1898 habe ich[2]) schon mitgeteilt, daß bei *Spirogyra crassa* zwei der zwölf Chromosomen von den übrigen verschieden waren. Diese zwei waren gewöhnlich etwas länger als die übrigen und an dem einen Ende ein wenig verdünnt. Bei im Flemming'schen Gemisch gehärtetem Material gelang es mir, mittelst Chromsäurelösung aus dem dünneren Ende ein fadenähnliches Körperchen zu isolieren. Dieser Versuch ist nicht nur ein einziges Mal gelungen, sondern wohl vielleicht hundertmal. Nie erhielt ich ein negatives Resultat. Bei der weiteren Untersuchung zeigte es sich, daß die beiden abweichenden Chromosomen in näherer Beziehung mit dem Nukleolus oder mit den zwei Nukleolen standen, welche von allen übrigen im Pflanzenreich aufgefundenen Nukleolen verschieden sind. Die bei *Spirogyra crassa* erhaltenen Resultate fand ich später bei einer anderen Spezies, *Spirogyra triformis*, bestätigt[3]).

Im Pflanzenreich sind bis jetzt noch keine Chromosomen aufgefunden, welche untereinander so sehr verschieden sind, wie bei *Spirogyra*. Dagegen sind im Tierreich wohl solche Beobachtungen gemacht worden[4]). Henking[5]) vermochte in der Spermatogenese von *Pyrrhocoris* ein Chromatinelement nachzuweisen, das sich von den übrigen durch bestimmte Eigenschaften unterscheidet. Dieses spezifische Chromosoma, von Montgomery als „Chromatin nucleolus", von Mac Clung als accessorisches Chromosoma bezeichnet, ist seither bei zahlreichen Insekten nachgewiesen worden, und auch bei *Arachnoideen* und *Myriopoden* scheint etwas Ähnliches vorzukommen. Von besonderem Interesse sind vor allem die Beobachtungen, die Sutton[6]) über das accessorische Chromosoma in den Spermatogonien der Heuschrecke, *Brachystola magna*, gemacht hat.

Merkwürdig ist bei *Oedogonium* die ungerade Chromosomenzahl. Ungerade Zahlen sind selten aufgefunden worden. In Verbindung mit der Keimung der Oospore von *Oedogonium*, aus welcher vier Schwärmsporen entstehen, halte ich das erhaltene Resultat von Bedeutung. Es kommt mir vor, daß *Oedogonium* eine Generation mit einer einfachen Chromosomenzahl ist und daß bei der Keimung der Oospore die Reduktionsteilung stattfindet, woraus folgen würde, daß bei *Oedogonium* kein Generationswechsel vorkommt.

---

[1]) Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. (Botan. Notiser. 1905. Separatabdr. S. 9.)

[2]) Über den Nukleolus von *Spirogyra*. S. 207.

[3]) Über Kernteilung bei *Spirogyra*. S. 362.

[4]) Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution d. chromat. Substanz d. Zellkerns. S. 52 ff.

[5]) Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* L. (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LI. 1891.)

[6]) The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*. (Bull. Univ. Kansas. Bd. I. 1900.) On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. (Biolog. Bull. Bd. IV. 1902.)

Anhang.

Am Schlusse dieses Aufsatzes über Karyokinese will ich nach Anleitung von Untersuchungen von Grégoire und Wygaerts[1]) und von Berghs[2]) einige Bemerkungen machen über den Wert der von mir befolgten Untersuchungsmethode und die mit derselben erhaltenen Resultate.

Diese Methode ist beim Studium der Karyokinese von mir bei *Spirogyra* schon wiederholt und auch beim Embryosack von *Fritillaria* und *Leucojum* angewendet worden. In verschiedenen Abhandlungen habe ich sie beschrieben und habe ich die Vorteile, welche sie darbietet, insbesondere bei der Untersuchung von Teilen, welche in dem Flemming'schen Gemisch eine größere Widerstandsfähigkeit Chromsäure gegenüber erhalten haben, erwähnt. Um nicht in Wiederholungen zu verfallen, verweise ich auf meine Abhandlungen über Karyokinese[3]). Ich bemerke nur, daß das Material in dem Flemming'schen Gemisch hinreichend gehärtet werden muß. Anfangs benutzte ich Material, das vier Tage in dem Flemming'schen Gemisch verweilt hatte; später ließ ich es länger in demselben stehen und untersuchte von Zeit zu Zeit, ob es hinreichend gehärtet war. Zuerst wendete ich eine starke Chromsäurelösung an, nämlich eine 50prozentige; später habe ich oft verdünntere Lösungen benutzt, z. B. eine 20prozentige. Die Versuche dauern dann natürlich länger, aber die Gelegenheit, genau zu beobachten, ist größer.

Eine Fehlerquelle, welche meiner Methode wie auch allen Methoden, bei denen Fixiermittel benutzt werden, anhängt, ist, daß das Fixieren Modifikationen hervorruft. Wenn man lebendige Kerne, z. B. in *Spirogyra*-Fäden, mit Aufmerksamkeit unter dem Mikroskop beobachtet und schnell das Flemming'sche Gemisch einwirken läßt, so bemerkt man, daß das Ansehen der Kerne plötzlich sehr modifiziert wird. Deshalb habe ich meine Resultate so viel wie möglich durch Untersuchung lebendigen Materials kontrolliert.

Beim Studium der Karyokinese höherer Pflanzen werden allgemein von fixiertem und in Paraffin eingeschmolzenem Material Serienschnitte angefertigt, welche gefärbt und teilweise wieder entfärbt werden. Wie bekannt, erhält man mittelst dieser Methode, wenn sie mit Sorgfalt angewendet wird, wunderschöne Präparate. Doch sind meiner Meinung nach die verschiedenen Operationen, welche das Material erleidet, mit Fehlerquellen verbunden.

---

1) Grégoire, Victor, und A. Wygaerts, La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes. (La Cellule. T. XXI. Fasc. 1. 1903. S. 7.) Grégoire, Victor, La structure de l'élément chromosomique. (La Cellule. T. XXIII. Fasc. 2. 1906. S. 311.)

2) Berghs, Jules, Le noyau et la cinèse chez le *Spirogyra*. (La Cellule. T. XXIII. Fasc. 1. 1906. S. 55.)

3) Über den Nukleolus von *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1898. S. 199.) Über das Kerngerüst. (Bot. Zeitung. 1899. S. 155.) Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. S. 210.)

Wie ich oben schon bemerkt habe, ruft das Fixieren tief eingreifende Modifikationen hervor. Auch ist die Möglichkeit, daß zufolge der verschiedenen Operationen bisweilen Teile, wie Spindelfasern oder Chromosomen, von ihrer Stelle geraten, nicht ausgeschlossen. Daß gegen die teilweise Entfärbung der Schnitte Einwendungen zu machen sind, darauf habe ich schon früher hingewiesen[1]). Besonders hat A. Fischer solches nachgewiesen[2]) und auch Sypkens ist derselben Meinung[3]).

Wenn man die verschiedenen Fehlerquellen, die der so schönen und in vielen Hinsichten vortrefflichen Methode anhängen, berücksichtigt, so darf man es als motiviert betrachten, auch andere Untersuchungsmethoden anzuwenden, um die Resultate, welche auf verschiedene Weise erhalten sind, miteinander zu vergleichen. Wenn man verschiedene Methoden mit Sorgfalt anwendet, ihre Fehlerquellen berücksichtigt und keine übereilte Schlüsse macht, so muß man zuletzt zu übereinstimmenden Resultaten gelangen. Der Vorteil der Anwendung verschiedener Methoden besteht vor allem darin, daß die Fehlerquellen, welcher jeder Methode besonders anhängen, eher ans Licht kommen.

Wie bekannt, gründet sich meine Methode nicht auf die Anfertigung feiner Schnitte, sondern auf das Isolieren von Teilen, welche in dem Flemming'schen Gemisch Chromsäure gegenüber eine größere Widerstandsfähigkeit erhalten haben. Auf eine ganz andere Weise werden die Kerne analysiert als nach der allgemein gebräuchlichen Methode. Doch haben beide Methoden in einigen Fällen zu vollkommen übereinstimmenden Resultaten geführt. Mit einem einzigen Beispiel werde ich das erläutern:

Bei der Untersuchung der Kerne des protoplasmatischen Wandbeleges des Embryosackes von *Fritillaria* und *Leucojum* gelangte ich zu einem Resultate, das durchaus nicht in Übereinstimmung war mit den Ansichten früherer Autoren. Grégoire und Wygaerts[4]) erwähnen dasselbe folgendermaßen: Récemment, van Wisselingh (99) a émis une opinion particulière. D'après lui, l'élément chromatique est formé simplement de parties plus èpaisses, très irrégulières et très diverses, réunies entre elles par des portions plus minces. De plus, ces deux sortes de parties du reseau nucléaire ne sont pas des constituants morphologiques différents. L'auteur, en effet, tout en rèservant la question de la nature chimique du réseau, n'admet pas la distinction morphologique entre substratum achromatique et corpuscules nucléiniens. Nachdem obengenannte Autoren[5]) die Resultate, welche sie bei den Wurzeln von *Trillium grandiflorum* erhielten, mitgeteilt haben, bemerken sie folgendes: Si l'on compare les données qui précèdent avec les renseignements de la littérature botanique, on voit qu'elles ne se rapprochent guère que des observations de van Wisselingh,

---

[1]) Über das Kerngerüst. S. 160.
[2]) Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
[3]) De Kerndeeling by *Fritillaria imperialis*. S. 9 ff.
[4]) l. c. S. 11.
[5]) l. c. S. 14.

avec lesquelles elles concordent parfaitement. Hierbei bemerke ich noch, daß meine Untersuchungen bei *Fritillaria* von Sypkens[1]) einer Kontrolle unterworfen sind. Sypkens, der bei seiner Untersuchung Serienschnitte und auch meine Methode benutzte, fand gleichfalls meine Resultate bestätigt.

Außer dem obenerwähnten Resultat sind auch noch andere meiner Resultate von Grégoire und Wygaerts[2]) bestätigt worden. In einem Punkte haben diese Autoren mich aber nicht verstanden. Ich halte es deshalb für erwünscht, einige meiner Resultate näher zu erläutern. Die Bildung der Kernfäden aus dem Kerngerüst ist von mir wie folgt beschrieben worden[3]): „Ein Teil der feinen Fädchen, welche die Klümpchen und Körner miteinander verbinden, zieht sich zusammen. Demzufolge nähern sich die Klümpchen und die Körner einander und schließlich sind sie nicht mehr zu unterscheiden. So entstehen die Kernfäden. Anfangs sehen dieselben einigermaßen perlschnurartig aus. Das dauert jedoch nicht lange. Die Klümpchen und Körner werden gegeneinander gedrückt und abgeplattet. Die Fäden erhalten ein mehr gleichmäßiges Aussehen. Nachher ziehen sie sich noch bedeutend zusammen. Anfangs sind sie dünn und lang; zuletzt haben sie eine bedeutende Dicke erhalten, während ihre Länge abgenommen hat. Während ein Teil der feinen Verbindungen sich zusammenzieht, wird an anderen Stellen der Verband zerbrochen, aber nie werden alle Verbindungen zwischen den Kernfäden aufgehoben.“ Gegen meine Vorstellung, daß die Klümpchen und Körner gegeneinander gedrückt und abgeplattet werden, haben die belgischen Autoren[4]) Einwendungen zu machen, wie sich aus Folgendem zeigt: „De plus, dans le *Trillium*, on ne peut pas dire que les „Klümpchen“ sont „gedrückt und abgeplattet“. Nous avons vu que toute la substance chromatique se ramasse sur elle-même, ainsi que ferait un filament de caoutchouc qu'on aurait étiré et qu'on abandonnerait ensuite lentement à son élasticité.“ Die Vorstellung von Grégoire und Wygaerts, nach welcher das ganze Kerngerüst sich zusammenzieht, ist durchaus nicht mit der meinigen in Widerspruch. Nach meiner Vorstellung zieht ein Teil der feinen Verbindungen sich zusammen, während andere Verbindungen aufgehoben werden; die feinen Fädchen ziehen sich dabei zurück und vereinigen sich mit den Kernfäden; die Kernfäden werden an einem Ende frei, während an dem anderen Ende die übriggebliebenen Verbindungen sich zusammenziehen, wodurch die Kernfäden fester miteinander verbunden werden. Alles dies schließt aber nicht aus, daß einige Teile des sich zusammenziehenden Gerüstes einen Druck gegeneinander ausüben könnten, und ich nehme an, daß solches in der Tat der Fall ist. Wenn die feinen Verbindungen sich zusammenziehen, kommen die Klümpchen gegeneinander und nach meiner

---

[1]) l. c. S. 44 u. 63.
[2]) l. c. S. 24, 25, 26.
[3]) Über das Kerngerüste. S. 163.
[4]) l. c. S. 41.

Meinung können sie dabei abgeplattet werden. In Verbindung hiermit erkläre ich das Vorhandensein einzelner Querstreifen bei einigen Kernfäden. Diese Querstreifen sind oft sehr deutlich wahrnehmbar. Auch Grégoire und Wygaerts haben dieselben abgebildet. Die Querstreifen deuten die Stellen an, wo die letzten feinen Verbindungen sich zusammengezogen haben. Vor dieser Zusammenziehung bestehen die Kernfäden, bei welchen die Erscheinung sich darbietet, aus zwei oder drei zusammenhängenden Teilen. Nach der Zusammenziehung beobachtet man einen oder zwei deutliche Querstreifen. Während der Behandlung mit Chromsäure fallen solche Kernfäden in zwei oder drei Stücke auseinander, welche an den Stellen, wo sie miteinander verbunden waren, bisweilen sehr platt sind. Ich bin der Meinung, daß diese Erscheinung verursacht wird durch einen Druck, welchen die zusammenkommenden Teile der Kernfäden aufeinander ausüben. Auch nehme ich an, daß die Kernfäden und die Kernwand einen Druck gegeneinander ausüben, weil die an die Kernwand stoßenden umgebogenen Enden der Kernfäden oft auch platt sind.

Wie ich oben schon erwähnt habe, haben auch Grégoire und Wygaerts[1]) die Querstreifen, die bisweilen einige Kernfäden zeigen, abgebildet; sie geben aber keine Erklärung dieser eigentümlichen Erscheinung. Die Zusammenziehung des Kerngerüstes vergleichen die genannten Autoren[2]) mit der eines „filament de caoutchouc"; diese Vergleichung stimmt nicht vollkommen, weil beim Kerngerüst dicke und dünne Teile miteinander abwechseln. Aus Obigem geht hervor, daß unsere Beobachtungen völlig miteinander in Übereinstimmung sind, und nur unsere Vorstellungen von der Zusammenziehung des Kerngerüstes etwas verschieden sein können.

Auf noch ein anderes Mißverständnis will ich einen Augenblick die Aufmerksamkeit richten. Bei den Wurzeln von *Allium* ist Grégoire[3]) später zu einem einigermaßen anderen Resultate gekommen als bei *Trillium*. Er erwähnt darüber Folgendes: „Nous devons dire, à l'inverse de van Wisselingh, Moll, Sypkens, que nous considérons comme très vraisemblable la constitution de l'élément chromosomique aux dépens de deux groupes de substances. Seulement, et ici va apparaitre mieux encore la divergence qui nous sépare des théories corpusculaires, — nous tenons que la substance chromatique imprégne le substratum achromatique, qu'elle se trouve sur ce dernier non pas sous la forme de corpuscules indépendants, mais à l'état d'imprégnation." Ich muß hierzu bemerken, daß ich nie behauptet habe, daß das Kerngerüst aus einem einzigen Stoff besteht, was unter Anderem aus dem folgendem Satz aus meiner Abhandlung über das Kerngerüst hervorgeht[4]): „Um Mißverständnisse zu vermeiden, bemerke ich, daß ich wohl die

[1]) l. c. Fig. 20.
[2]) l. c. S. 32.
[3]) l. c. S. 312 u. 313.
[4]) l. c. S. 161.

Ansicht bestritten habe, nach welcher beim Kerngerüste ein morphologischer Unterschied zwischen Chromatinkörnern und Lininfäden bestehe, aber daß ich durchaus nicht behaupte, daß das Gerüst nur aus einem einzigen Stoffe gebildet sei. Betrachtungen über die chemische Zusammensetzung des Gerüstes sind nicht Zweck dieser Arbeit."

Über meine Untersuchungsmethode hat Grégoire sich nicht ausgelassen; wenn ich aber die Weise, auf welche er von meinen Resultaten Kenntnis nimmt, berücksichtige, so darf ich annehmen, daß er auch meiner Methode Wert beilegt. Ganz anders ist, wie sich zeigen wird, das Urteil von Jules Berghs, der im Laboratorium von Grégoire den Kern und die Karyokinese bei *Spirogyra* studiert hat.

Berghs[1]) hat bei seiner Untersuchung die jetzt bei höheren Pflanzen allgemein gebräuchliche Methode angewendet, die Anfertigung von Serienschnitten und das Färben. Er kommt zu Resultaten, welche von den früherer Autoren sehr verschieden sind. Der Kürze wegen werde ich dies nur an einem einzigen Beispiel erläutern. Berghs[2]) nimmt an, daß während der Protophase aus dem Nukleolus zwölf Chromosomen entstehen, les petits bâtonnets (chromosomes) prophasiques et métaphasiques. An ihrer Bildung beteiligt sich nicht der ganze Nukleolus, sondern nur ein Teil desselben. Was nun sehr eigentümlich ist, ist wohl die Bildung von sechs großen Chromosomen während der Anaphase, les chromosomes anaphasiques. Diese entstehen aus den chromosomes prophasiques und aus dem Rest des Nukleolus.

Berghs versucht zu beweisen, daß die Beobachtungen und Resultate anderer Untersucher unrichtig sind. Auch die von mir angewendete Methode muß es entgelten. Er[3]) schreibt: „Nous croyons que la méthode de van Wisselingh n'est pas faite pour étudier la morphologie du noyau. La méthode . . . . . est plutôt faite pour étudier la nature chimique des différentes substances du noyau et de la cellule." Ich hatte nicht erwartet, daß jemand meine Methode für eine chemische Untersuchung geeignet halten würde. Ich selbst finde dieselbe dafür durchaus nicht geeignet, wie auch aus verschiedenen Publikationen hervorgeht. In meiner Abhandlung über das Kerngerüst schrieb ich[4]) z. B.: „Betrachtungen über die chemische Zusammensetzung des Gerüstes sind nicht Zweck dieser Arbeit."

Daß meine Methode nicht geeignet für das Studium der Morphologie des Kernes ist, nimmt Berghs an auf Grund eines Versuches bei dem ruhenden Kern. Er versuchte, mit Chromsäure die beiden von mir entdeckten Nukleolusfäden zu isolieren. Dieses Experiment ist ganz mißlungen. Berghs[5]) beobachtete nur „des endroits plus réfringents, de contours et de nombre variables."

[1]) l. c. S. 60 ff.
[2]) l. c. S. 64, 66 u. 72.
[3]) l. c. S. 76 u. 78.
[4]) l. c. S. 161.
[5]) l. c. S. 77.

Er fragt: „Sont-ce des vacuoles ou bien sont-ce des formations specials, qui auraient pu donner l'illusion du peloton de Meunier ou des deux chromosomes de van Wisselingh?

Ich habe schon wiederholt die Karyokinese bei *Spirogyra* studiert, und bei jeder Untersuchung habe ich sehr deutlich die beiden Nukleolusfäden unterscheiden können. Für eine Anzahl von Fällen bei verschiedenen Spezies habe ich sie abgebildet[1]). Zumal bei *Spirogyra crassa* habe ich selbst die Modifikationen, welche diese Fäden erleiden, während der ganzen Karyokinese verfolgen können. Bei einer großen Anzahl Kernplatten ist ihre Stelle von mir bestimmt worden[2]). Durch die erhaltenen Resultate wurde u. A. aufgeklärt, wie es kommt, daß die Zahl der Nukleolen bei *Spirogyra* höchstens zwei ist, nämlich die konstante Zahl der Nukleolusfäden. Alle meine Beobachtungen und Resultate werden von Berghs auf Grund eines einzigen Experiments, das nicht gelungen ist, als eine Illusion qualifiziert. Überdies wurde dieses Experiment bei einer anderen Spezies angestellt, als ich untersuchte, nämlich bei einer dünneren. Berghs hätte berücksichtigen müssen, daß die Karyokinese bei *Spirogyra* Verschiedenheiten darbietet und das, was bei der einen Art sehr deutlich zu sehen ist, bei einer anderen sehr schwer oder nicht wahrnehmbar ist. Vor Kurzem untersuchte ich eine Spezies, welche auch dünner war, als die früher untersuchten Spezies. Es kostete mir Mühe, die beiden Nukleolusfäden zu unterscheiden, während es mir bei den früher untersuchten Spezies wieder sofort gelang.

Meunier[3]) hat auch schon, indem er die lebendigen *Spirogyra*-Fäden auf eine besondere Weise behandelte, in dem Nukleolus des ruhenden Kerns einen gewundenen Faden (peloton) unterscheiden können. Berghs betrachtet dieses auch als eine Illusion. Ich habe es dagegen immer als eine interessante Beobachtung gefunden. Bei dem ruhenden Kern sind die beiden Nukleolusfäden so sehr gewunden, daß man nicht feststellen kann, ob deren ein oder zwei vorhanden sind. Während der Prophase werden sie aber kurz und dick und ihre Zahl ist genau zu bestimmen[4]). Moll[5]), der zuerst Serienschnitte der *Spirogyra*-Kerne gemacht hat, hat bisweilen auch mehr oder weniger deutlich die Fäden in dem Nukleolus unterscheiden können. Besonders interessant ist seine Figur 29.

Berghs[6]) hat in seinen Schnitten im Nukleolus nichts unterscheiden können; bisweilen hat er nur ein helles Fleckchen beobachtet. Daraus folgt aber nicht, daß die Beobachtungen anderer Untersucher unrichtig sind.

---

[1]) Über den Nukleolus von *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1898. Fig. 6 bis einschließlich Fig. 16 und Fig. 24.) Über Kernteilung bei *Spirogyra*. (Flora. 1900. Fig. 1, 2 u. 11.) Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. Fig. 126 bis einschließlich Fig. 134.)

[2]) Über den Nukleolus von *Spirogyra*. l. c. S. 216.

[3]) Le nucléole des *Spirogyra*. (La Cellule. Vol. III. S. 370 ff.)

[4]) Van Wisselingh, Über den Nukleolus von *Spirogyra*. l. c. S. 206.

[5]) Observations on Karyokinesis in *Spirogyra*. (Verhandl. d. Koninkl. Akad. von Wetensch. te Amsterdam. Abt. 2. Bd. 1. No 9. 1893.)

[6]) l. c. S. 62.

Einmal hat Berghs[1]) einen karyokinetischen Zustand wahrgenommen, der nicht mit seinen Resultaten übereinstimmte. Als ein „cas extraordinaire“ wird derselbe nicht im Zusammenhang mit anderen Zuständen berücksichtigt, obgleich andere Autoren doch ähnliche Beobachtungen gemacht haben[2]). Die Zeichnungen von Moll nennt Berghs[3]) „un peu schématisés“. Durch die Freundlichkeit von Moll hatte ich die Gelegenheit, sie mit den Präparaten zu vergleichen, und ich konnte mich dabei von der großen Genauigkeit, mit welcher sie ausgeführt sind, überzeugen. Beim Studium der Karyokinese habe ich sie wiederholt berücksichtigt.

Die Zeichnungen von Berghs machten auf mich einen weniger günstigen Eindruck. Ich behaupte nicht, daß sie schematisiert sind; vielmehr machen sie den Eindruck, daß sie nach mehr oder weniger verschrumpften Präparaten angefertigt sind. Die Spindelfasern haben ein sehr unnatürliches Aussehen. Sie zeigen allerlei unregelmäßige Krümmungen. Berghs berücksichtigt nicht die Fehlerquellen, welche seiner eigenen Methode anhängen, während er meiner Methode keinen Wert beilegt. So behauptet er[4]) u. A.: „Les reactifs que nous avons employés ne peuvent avoir détruit l'aspect des choses; c'est le reproche qu'on pourrait faire plutôt à ceux de van Wisselingh, et il nous semble que l'auteur, en se basant sur sa méthode, ne peut pas conclure à ce qui se passe dans la cellule vivante en cinèse“. Wenn man wissen will, was in der lebendigen Zelle stattfindet, so liegt es doch auf der Hand, zuerst das lebendige Objekt selbst zu untersuchen. Berghs hat es aber nicht für nötig erachtet, seine Resultate durch eine derartige Untersuchung zu kontrollieren. Doch wäre dies sehr wünschenswert gewesen. Wenn man nämlich die Karyokinese beim lebendigen Objekt studiert, so kann man beobachten, daß die Spindelfasern ganz anders aussehen als Berghs sie abbildet. Sie zeigen keine unregelmäßigen Krümmungen. Die Kernwand, die Spindelfasern und die Aufhängefäden, alle sind gespannt. Berghs[5]) nimmt an, daß die Spindelfasern von zwei Seiten in den Kern dringen. Ich kann mir vorstellen, daß man, wenn die Spindelfasern durchgeschnitten sind, und durch diese Weise von Präparieren von ihrer Stelle gebracht sind, ohne dies zu berücksichtigen, wohl zu einem derartigen Schluß kommen kann.

Was die Untersuchungen von Berghs betrifft, so bemerke ich noch, daß er meiner Meinung nach spätere und frühere Zustände miteinander verwechselt hat. Figur 10 stellt einen späteren Zustand vor als Figur 6 und 7, obgleich der Kern sich noch nicht in die Länge gestreckt hat und während die Quantität des Cytoplasmas um den Kern weniger ist als in Figur 6 und 7.

---

[1]) l. c. S. 63 u. 85 und Fig. 7.
[2]) Moll, l. c. Nukleolus in Fig. 27.
[3]) l. c. S. 75.
[4]) l. c. S. 77.
[5]) l. c. S. 81.

Zwischen Figur 4 und 6 ist eine Lücke, welche durch die Beschreibung nicht ausgefüllt wird. Wenn man die Quantität des Plasmas um den Kern berücksichtigt, so ist es klar, daß die beiden vorgestellten Zustände weit von einander entfernt sein müssen. Dasselbe gilt für Fig. 10 und 11.

Zuletzt bemerke ich noch, daß die von mir bei *Spirogyra* erhaltenen Resultate von Berghs[1]) nicht ganz richtig mitgeteilt werden. Aus dem Nukleolus kommen nämlich nicht zwei ganze Chromosomen, sondern nur Teile von zwei Chromosomen; diese Teile unterscheiden sich von den Teilen, welche aus dem Kerngerüst entstehen, und den zehn anderen Chromosomen ähnlich sind. Meine ersten Beobachtungen bei *Spirogyra* stimmen vollkommen mit den späteren überein, aber verschiedene Überlegungen haben mich[2]) veranlaßt, anzunehmen, daß nicht zwei ganze Chromosomen aus dem Nukleolus oder aus den beiden Nukleoli entstehen, sondern nur Teile von Chromosomen. Diese Modifikation in meiner Vorstellung führte zu einer einfacheren und besseren Erklärung aller meiner Beobachtungen.

Meine Meinung über die von mir angewendete Methode ist seit meiner ersten Untersuchung über Karyokinese nicht modifiziert worden. Die Untersuchung des lebendigen Materials betrachte ich als die ideale. Großen Wert lege ich der Anfertigung von Serienschnitten bei. Aber auch die von mir angewendete Methode hat Wert für das Studium der Karyokinese. Sie gestattet uns, verschiedene Einzelheiten der Karyokinese zu studieren, wozu andere Methoden nicht ausreichen. Ich würde z. B. in der Tat keine Möglichkeit gesehen haben, die Chromosomenzahl bei *Oedogonium* zu bestimmen, wenn ich nicht die Chromsäuremethode hätte benutzen können. Die Bestimmung ist aber sehr schwer und fordert die größte Vorsicht und Geduld. Man soll deshalb die Methode und die mit ihr erhaltenen Resultate nicht sogleich verwerfen, wenn es nach Hinzufügung der Chromsäurelösung nicht sofort gelingt, mit Leichtigkeit 19 Chromosomen zu zählen.

Groningen, Mai 1907.

Figurenerklärung.

Alle Figuren haben Beziehung auf die Karyokinese. Die Vergrößerung ist 1000 mal.

Fig. 1. Kern mit dem Polfeld während der Einwirkung von Chromsäure. Die Begrenzung ist nicht so scharf wie beim ruhenden Kern.

Fig. 2. Eine mittelst Chromsäure isolierte Kernplatte.

Fig. 3. Die beiden Kernplattenhälften mit der Spindel, mittelst Chromsäure isoliert; die Chromsäure durch Wasser weggewaschen.

Fig. 4. Die 19 mittels Chromsäure isolierten Chromosomen.

---

[1]) l. c. S. 8.

[2]) Über abnormale Kernteilung. l. c. S. 215 ff.

Fig. 5. Die beiden Tochterkerne mit der zurückgegangenen Spindel, mittelst Chromsäure isoliert; die Chromsäure durch Wasser weggewaschen.

Fig. 6. Die Kerngerüste der beiden Tochterkerne in Chromsäurelösung; die Nukleolen sind aufgelöst.

Fig. 7. Die Tochterkerne während der Einwirkung von Chromsäure; die Nukleolen und die Zellplatte sind noch nicht aufgelöst.

Fig. 8. Die 38 Chromosomenhälften in Chromsäurelösung; viele sind paarweise verbunden.

Über den Ring und die Zellwand bei Oedogonium.

Von

C. van Wisselingh.

Mit Tafel XIII—XVI.

Bei mikroskopischer Beobachtung der *Oedogoniaceen* wird unsere Aufmerksamkeit von selbst auf den Ring gerichtet, der gewöhnlich in einzelnen, oft in mehreren Zellen an der Zellwand befestigt ist. Bisweilen dehnt sich ein Ring unter den Augen des Beobachters in sehr kurzer Zeit zu einem zylinderförmigen Stück Zellwand aus. Diese merkwürdige Membranbildung hat in hohem Maße das Interesse der Botaniker erregt. Eine Untersuchung nach der Karyokinese bei *Oedogonium* veranlaßte mich, dann und wann auch meine Aufmerksamkeit auf den Ring zu richten. Das führte zu der Entdeckung einer Untersuchungsmethode, die mir zum Studium dieses interessanten Objektes sehr geeignet vorkam. Die Autoren, die vor mir den Ring und die Zellwand von *Oedogonium* untersuchten, haben in mancher Hinsicht verschiedene Ansichten verkündigt, und das veranlaßte mich um so mehr, selbst darüber Untersuchungen anzustellen.

Historisches.

Wie schon oben gesagt, ist der Ring von *Oedogonium* der Gegenstand sehr verschiedener Ansichten. Das betrifft seine chemische Zusammensetzung, seine Struktur, seine Entstehung, sein Wachstum, die mit seiner Ausdehnung verbundene Spaltung der alten Zellmembran und seinen Anteil an der Bildung der neuen.

Die meisten Autoren haben nicht untersucht, ob in dem Ring ein besonderer chemischer Körper vorkommt. Pringsheim (I, S. 34 und 35) erwähnt die Celluloseraktion mit Chlorzinkjodlösung und den halbflüssigen Zustand des Ringes. De Bary (I, S. 43) betrachtet ihn als eine weiche, dehnbare Cellulosemasse. Nach Wille (S. 444) besteht der Ring aus wasser-

haltiger Cellulose. Strasburger (III, S. 164) spricht nur von einem Cellulosering. Klebahn (S. 240) erwähnt, daß der Ring und die junge Membran, welche aus demselben entsteht, eine von der übrigen Zellwand abweichende Reaktion zeigen; sie speichern nämlich den Hämatoxylinfarbstoff sehr energisch. Klebahn beschreibt ihre Beschaffenheit als etwas gallertartig. Auch Hirn (I, S. 6 und 7) hat besondere Reaktionen bei dem Ring beobachtet, wie Violettfärbung mit einer sehr verdünnten Chlorzinkjodlösung und Blaufärbung mit einer Lösung von Methylenblau bei dem zentralen Teil, das aus einer schleimartigen Masse gebildet ist. Die peripherische Ringschicht, das heißt, die an das Lumen stoßende Schicht, zeigt bei Anwendung von Jod und Schwefelsäure Cellulosereaktion.

Die meisten Untersucher nehmen an, daß der Ring mit einem schmalen Teil an der Zellwand befestigt ist. Nach Strasburger (I, S. 190) sitzt der Ring auf einer Leiste. Sachs (S. 22, Fig. 17) gibt von demselben eine Abbildung, die mit dieser Ansicht übereinstimmt. Von Mohl (S. 721) nimmt an, daß der Ring mit zwei sehr schmalen, dicht nebeneinander verlaufenden Streifen in Verbindung steht. Nach Strasburger (I, S. 190 und III, S. 164) ist der Ring an seiner Ansatzstelle gespalten und die Einfügungsleiste in zwei Hälften geteilt.

Die Meinungen über den inneren Bau des Ringes sind verschieden. Nach Wille (S. 445) hat der Ring einen lamellösen Bau; Pringsheim (I, S. 35), Strasburger (III, S. 165) und Hirn (I, S. 7) dagegen unterscheiden nur eine peripherische Schicht und einen zentralen Teil. Strasburger (I, S. 193; II, S. 85) betrachtet den Ring als in seinem inneren Teil dichter als an der Seite des Zelllumens, aber später erwähnt er (III, S. 165), daß er eine äußere dichtere und eine innere weniger dichte Schicht hat unterscheiden können. Nach Hirn (I, S. 7) ist der zentrale Teil aus einer schleimartigen Masse gebildet und besteht die peripherische Schicht aus Cellulose. Dieselbe ist oberhalb und unterhalb des Ringes mit der alten Membran verwachsen.

Über den Ursprung des Ringes sind ganz verschiedene Meinungen ausgesprochen. Mehrere Autoren nehmen an, daß der Ring vom Anfang zwar an der Zellwand befestigt ist, doch daß sein Ursprung und seine Entwicklung übrigens unabhängig von derselben sind. Pringsheim (II, S. 12), Nägeli, Hofmeister (siehe Wille, S. 444), Strasburger (I, S. 188 ff.; III, S. 164) und Hirn (I, S. 7) sind dieser Meinung zugetan. Nach Hirn wird zuerst der zentrale Teil aus einer schleimartigen Masse gebildet; dann entsteht der peripherische Teil. Hirn (I, S. 7 und 8) sucht den Beweis dafür zu liefern durch Versuche mit Zuckerlösungen. In den Zellen, die sich eben zur Teilung anschickten, wurde mit denselben Plasmolyse hervorgerufen. Hirn sah, daß um den halsartig verengten Teil des kontrahierten, teils freiliegenden Protoplasten eine Schleimmasse ausgeschieden wurde; dann sah er, daß um den Protoplast sich auch eine Membran bildete. Wenn die Zuckerkultur in's Dunkle gestellt wurde, konnte Hirn nur Ausscheidung

einer schleimartigen Masse um den halsartig verengten Teil beobachten. Aus diesen Versuchen, sagt Hirn, geht deutlich hervor, daß bei der Ringbildung der Ringschleim zuerst von dem Protoplast ausgeschieden wird: erst dann entsteht der peripherische Teil des Ringes in Form einer Celluloseschicht, die den kontrahierten Protoplast vollständig umkleidet, in normalen Fällen aber nur den Ringschleim nebst der Innenseite der Zellwand gleich ober- und unterhalb des Ringes bekleiden dürfte.

Nach de Bary (II, S. 80) und von Mohl (S. 721) entsteht der Ring dadurch, daß die innere Lamelle der Zellwand eine Falte bildet. Hartig (S. 417) faßt ihn als eine Falte einer neugebildeten Verdickungsschicht auf. Dippel (S. 52) sieht in ihm eine Falte der ganzen Celluloseschicht. Nach Wille (S. 444) fängt die Ringbildung in der Zellwand an, in der Nähe der inneren Begrenzung derselben. Der innerste Teil der ursprünglichen Membran überspannt den Ring, während derselbe an Dicke zunimmt. Wille betrachtet den Ring als eine kurze wasserreichere Schicht in der Membran.

Die Frage, ob das Wachstum des Ringes mit Intussusception oder Apposition verbunden ist, ist von den verschiedenen Autoren auf verschiedene Weise beantwortet worden. Strasburger (II, S. 85) nahm zuerst an, daß der Ring durch Auflagerung neuer Lamellen wächst. Später sagt er (III, S. 165): „Ob das Wachstum des Ringes auf Einwanderung von Substanz allein beruht, oder der Anlage zugleich neue Lamellen vom Cytoplasma aus apponiert werden, läßt sich nicht entscheiden". Wille (S. 445) behauptet, daß der Ring durch Intussusception entsteht und daß, während er wächst, ununterbrochen Schichten eingelagert oder differenziert werden.

Alle Untersucher nehmen an, daß unmittelbar vor der Streckung des Ringes ein Bersten der Zellwand stattfindet. In Einzelheiten wird dieser merkwürdige Prozeß verschieden beschrieben. Pringsheim (II, S. 13) nimmt an, daß beim Aufbrechen der Zellwand der Zusammenhang oberhalb des Ringes sogar ganz aufgehoben wird, und daß derselbe später durch eine Verwachsung wieder hergestellt wird. Den Teil der Mutterzellwand oberhalb des Ringes nennt Pringsheim Kappe und den Teil unterhalb desselben Scheide. An der Berührungsstelle der oberen und unteren Tochterzelle entsteht nach Pringsheim ein Intercellularraum.

Andere Untersucher erwähnen nicht, daß der Zusammenhang der Zellwand aufgehoben wird. Nach Strasburger (I, S. 189 u. 190; II, S. 85; III, S. 165) entsteht in dem Ring während seiner Entwickelung eine Spalte. An dieser Stelle öffnet er sich später. Andere Autoren haben keine Spalte beobachtet. Wille (S. 446) sagt, daß die Spalte, welche Strasburger erwähnt, nicht vorhanden ist. Nach Wille berstet nur die Zellwand.

Von Hirn (I, S. 8) wird eben so wenig eine Spaltung des Ringes angenommen. Er erwähnt, daß die Celluloseschicht der Zellmembran durch einen Kreisriß entzwei geteilt wird. Der äußere Teil der Zellmembran, der von Hirn Cuticula genannt wird, wird

dagegen ganz unregelmäßig entzwei gerissen. Die Zellen können aber sehr bald ihre zerrissene Cuticula regenerieren.

Alle Autoren nehmen an, daß der Ring bei seiner Streckung ein neues zylinderförmiges Membranstück bildet. Nach Pringsheim (I, S. 37) entstehen die beiden Hüllmembranen der oberen Tochterzelle zusammen aus dem Zellstoffring. Auch Strasburger (I, S. 193; II, S. 85) und Hirn (I, S. 7) nehmen an, daß die beiden Schichten der Zellwand direkt aus dem Ring entstehen. Hirn sagt bezüglich der Bildung der äußeren Schicht Folgendes: „Der zentrale Teil des Ringes wird in der Tat aus einer schleimartigen Masse gebildet, die beim Zerreißen der Zellwand von Bedeutung sein dürfte und die sich bei der Ausdehnung des Ringes zur neuen Cuticula gestaltet“. Wille (S. 451) nimmt zwar an, daß die Zellwand in ihrer ganzen Dicke aus dem Ring gebildet wird, allein er meint, daß solches auf eine andere Weise stattfindet als Pringsheim und Strasburger angeben. Wille sagt, daß der Ring zu einem neuen Membranstück ausgezogen wird und daß schließlich auf dem neugebildeten Membranstück eine Cuticula entsteht; dieselbe wird nicht gebildet durch eine Umbildung der äußersten Zellwandschicht, sondern durch eine Ausscheidung. Klebahn (S. 240) erwähnt nur, daß die junge Membran aus dem Ring entsteht.

Wie bekannt, findet während der Entwicklung des Ringes Karyokinese statt. Nach de Bary und Hofmeister (siehe Wille, S. 451) wird die Scheidewand zwischen den beiden Tochterzellen bei der Scheidenöffnung gebildet. Andere Autoren nehmen an, daß sie niedriger entsteht und daß, wenn der Ring sich ausdehnt, sie aufwärts nach der Scheidenöffnung wandert, wo sie mit der Seitenwand zusammenwächst. Nach Strasburger (I, S. 192) und Hirn (I, S. 8) entsteht die Querwand im ganzen Querschnitt der Zelle simultan. Wille (S. 447) achtet das wahrscheinlich. Wille (S. 450) meint, daß die Querwand während ihrer Bewegung aufwärts an der Wand der Mutterzelle festsitzt. Nach Klebahn (S. 240) ist die junge Querwand eine lose Platte und nach Strasburger (I, S. 192) eine lose zarte Cellulosewand. Hirn (I, S. 8) sagt, daß die Querwand bei ihrer Wanderung aufwärts gar nicht oder nur ganz lose mit der Zellwand vereinigt zu sein scheint.

Der erste Zellwandring, der sich nach der Keimung einer Schwärmspore bildet, ist nach Hirn (I, S. 15 u. 16) ein wenig abweichend, indem er mit besonders breiter Fläche der Zellmembran ansitzt; die periphere Ringschicht sieht man sich fast über die ganze Innenwand des oberen Endes der Zelle erstrecken. Der Zusammenhang der Kappe mit der übrigen Zellwand wird infolge dessen gering, bisweilen wird sie sogar abgeworfen. Andere Autoren, u. a. Poulsen und Wille (siehe Wille, S. 451) erwähnen auch das Abwerfen der Kappe.

Die obere der beiden ersten Tochterzellen ist nach Hirn (I, S. 16) die bleibende Scheitelzelle. Er erwähnt, daß sie bei den verschiedenen Arten verschieden ist, aber auch bei einer und derselben Art variieren kann. Öfters ist sie an ihrem oberen Ende leicht abgerundet, nicht selten mehr oder weniger abgestutzt.

Bisweilen ist sie in eine kurze Spitze ausgezogen. Bei einigen Arten wächst sie zu einer langen hyalinen Borste aus.

Methode.

Bei der Untersuchung von *Oedogonium*-Material, das während einiger Zeit in dem Flemming'schen Gemisch aufbewahrt war, zeigte es sich, daß der Ring und der aus demselben hervorgehende Teil der Zellmembran eine eigentümliche chemische Veränderung erfahren hatten. Bei lebendigem Material und bei Alkohol-Material zeigen diese Teile verschiedenen Reagentien gegenüber oft wenig Widerstand. Ihre Form wird meist unter Aufschwellung modifiziert. Ganz anders ist das Verhältnis Reagentien gegenüber, wenn das Material einige Tage in dem Flemming'schen Gemisch verweilt hat. Der Ring und der aus demselben gebildete Teil der Zellwand haben dann eine ähnliche Modifikation erfahren wie die Zellkerne. Behandelt man einen *Oedogonium*-Faden, der lange genug der Einwirkung des Flemming'schen Gemisches ausgesetzt worden ist, mit einigermaßen verdünnter Chromsäurelösung, so sieht man, daß der äußere Teil der Zellwand und die Ringe der Einwirkung der Chromsäure sehr lange Widerstand leisten, während der übrige Teil der Zellwand vollständig gelöst wird. Von dem Zellinhalt leisten die Kerne am längsten Widerstand. Wenn die Chromsäure einige Zeit eingewirkt hat, ist von den Pflänzchen nichts übrig geblieben als die äußeren Teile der Zellwände, die Ringe und die Kerne. Man sieht diese Objekte dann nebeneinander in der Chromsäurelösung schwimmen.

Gewöhnlich wendete ich eine Chromsäurelösung von 20 % an; stärkere Lösungen können auch benutzt werden. Um den Lösungsprozeß und die bei demselben hervortretenden Einzelheiten genau verfolgen zu können, gab ich aber einer Lösung von 20 % den Vorzug. Der Prozeß dauert dann zwar länger, aber derselbe verläuft ruhiger und man kann leichter die gewünschten Beobachtungen machen.

Die obenerwähnte Untersuchungsmethode ist dieselbe, die ich früher beim Studium der Karyokinese bei *Spirogyra*[1]) und im Embryosack von *Fritillaria* und *Leucojum*[2]) anwendete; die Objekte, welche man zu studieren wünscht, werden in dem Flemming-schen Gemisch gehärtet und mittels Chromsäure isoliert. Die Vorteile, welche diese Methode bietet, werde ich hier nicht ausführlich auseinandersetzen. Es versteht sich von selbst, daß man viel genauer Objekte beobachten kann, wenn dieselben ganz isoliert sind, als wenn oberhalb und unterhalb derselben, neben und in denselben sich andere Sachen befinden. Dadurch wird immer

---

[1]) Über den Nukleolus von *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1898. S. 195.) Über Kernteilung bei *Spirogyra*. (Flora. 1900. S. 355.) Untersuchungen über *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1902. S. 122.) Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. S. 201.)

[2]) Über das Kerngerüst. (Bot. Zeitung. 1899. S. 155.)

die Beobachtung mehr oder weniger gestört und oft ganz unmöglich gemacht; nicht selten hat das Anlaß gegeben zu falschen Folgerungen.

Die mittelst Chromsäure isolierten Zellwandteile kann man, nachdem man die Chromsäure mit Wasser ausgewaschen hat, färben, z. B. blau mit Brillantblau extra grünlich. Viel Vorteil bringt das aber nicht, weil man sie ohne Färbung auch leicht beobachten kann.

Nicht allein auf die oben angegebene Weise, sondern auch auf verschiedene andere Weisen habe ich die Zellwand von *Oedogonium* studiert. Außer mit in dem Flemming'schen Gemisch gehärtetem Material wurde auch experimentiert mit lebendigem Material und Alkoholmaterial. Bei der Untersuchung wurden verschiedene Reagentien angewendet, wie ich an den betreffenden Stellen erwähnen werde.

Material.

In der Umgebung von Steenwyk fand ich mehrere *Oedogonium*-Arten. Bei der Untersuchung der dickeren Arten zeigte es sich, daß der Ring bei der einen Art kräftiger entwickelt war als bei der andern, während seine Form bisweilen auch verschieden war. Unter diesen Arten war eine, die mir für das Studium des Ringes besonders geeignet vorkam. Mit derselben habe ich meine Versuche angestellt. Ihre Merkmale stimmen vollkommen überein mit denen, welche Hirn (I, S. 252 ff.) für *Oedogonium cyathigerum* Wittr. angibt. Die Art ist besonders gekennzeichnet durch die eigentümlich gebildeten Zwergmännchen, die sich oft in großer Zahl auf den angeschwollenen *Oedogonium*-Stützzellen festgesetzt haben. Wie Hirn, konnte ich feststellen, daß die Zwergmännchen nicht einzellig sind. Immer konnte ich zwischen Antheridium und Fußzelle eine zarte Querwand beobachten. Diese befindet sich, wie Hirn erwähnt, an der Stelle, wo das Zwergmännchen ringsum wie eingeschnürt ist. Wenn man die Oospore zerdrückt, zeigt ihre Membran längslaufende Streifen.

Über die chemische Natur der Zellwand und des Ringes.

Wie bei anderen Algen ist bei *Oedogonium* die Cellulose ein bedeutender Bestandteil der Zellwand. Auf verschiedene Weise kann sie nachgewiesen werden. Mit Chlorzinkjodlösung und mit Jodjodkalilösung und einigermaßen verdünnter Schwefelsäure (4 Teile Schwefelsäure von 95 % mit 1 Teil Wasser) zeigt die Zellwand und auch der Ring die bekannte Blaufärbung. Besonders wenn sie vorher einige Augenblicke mit Kaliumchlorat und Salpetersäure erwärmt sind, ist die Cellulosereaktion mit Jod und Schwefelsäure sehr deutlich. Nach einer Maceration von einigen Tagen in Kupferoxydammoniaklösung gibt die Zellwand mit den obengenannten Reagentien noch eine starke Cellulosereaktion. In dieser Hinsicht ist also die Zellwand von *Oedogonium* verholzten Zellwänden[1]) ähnlich, denen

[1]) van Wisselingh, C., Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der *Fungi*. (Jahrb. für wiss. Botanik. 1897. S. 634.)

man mittelst Kupferoxydammoniaklösung auch nicht alle Cellulose entziehen kann, was mit anderen cellulosehaltenden Zellwänden wohl der Fall ist. Auf dieselbe Weise wie bei verholzten Zellwänden kann man auch bei *Oedogonium* die Löslichkeit der Cellulose in Kupferoxydammoniaklösung nachweisen. Erwärmt man Zellwände bis 300° in Glycerin, so leistet die Cellulose Widerstand, während andere Bestandteile unter Zersetzung aus der Zellwand entfernt werden. Das Celluloseskelett, das die Zellwand und der Ring zurücklassen (Fig. 6 und 7), löst sich sogleich in Kupferoxydammoniaklösung.

Aus Obigem geht hervor, daß bei *Oedogonium* die Zellwand nicht nur aus Cellulose, sondern auch aus anderem Membranstoff besteht. Darum studierte ich das Verhältnis der Zellwand verschiedenen Reagentien gegenüber. Mit Phloroglucin und Salzsäure wurde keine Färbung erhalten. Die Erwärmung mit Kaliumchlorat und Salpetersäure und konzentrierter Kalilauge führte nicht zu Resultaten, welche die Reaktionen, die man bei verkorkten und kutikularisierten Zellwänden beobachtet, ähnlich sind. In vierzigprozentiger Chromsäure löst sich die Zellwand bald vollständig auf. Mit Rutheniumroth nimmt die Zellwand eine hellrote Farbe an, indem der Ring stärker gefärbt wird. Durch Brillantblau extra grünlich in neutraler Lösung wird die Zellwand nicht gefärbt. Bemerkenswert ist die Violettfärbung mit Jodjodkalilösung nach Erwärmung bis 300° C in Glyzerin. Die ganze Zellwand und auch der Ring zeigt diese Färbung.

Die obenerwähnten Resultate verbreiten wenig Licht über die chemische Natur der Membranstoffe, die sich nebst der Cellulose in der Zellwand finden. Es gibt keinen Grund, an Verholzung, Verkorkung oder Kutikularisierung zu denken. Gibt man speziell acht auf die chemische Natur des Ringes, so kann man leicht feststellen, daß in demselben ein ganz besonderer Membranstoff vorkommt.

Der Ring nimmt mit Jodjodkalilösung, auch ohne vorhergehende Erwärmung in Glyzerin, eine deutliche, doch nicht starke violette Farbe an. Nach Hinzufügung verschiedener Reagentien schwillt er auf. Mit Jodjodkaliumlösung allein ist das schon der Fall (Fig. 3); stärker wird die Aufschwellung, wenn darauf Schwefelsäure von 76 % hinzugefügt wird. Der Ring zeigt dann Cellulosereaktion; er wird nämlich blau gefärbt. Nach Erwärmung bis 300° in Glyzerin ist die Substanz, die so leicht Aufschwellung veranlaßt, aus dem Ring entfernt. Der Rest des Ringes (Fig. 6, *j* und Fig. 7, *m*) ist dann löslich in Kupferoxydammoniaklösung.

Wie der Ring, schwillt auch der äußere Teil der Zellwand in Jodjodkaliumlösung schon auf (Fig. 3, *a*). Die Aufschwellung wird mit Schwefelsäure von 76 % viel stärker. Nach der Hinzufügung der Jodjodkaliumlösung kann man oft bei dem äußeren stark aufgeschwollenen Teil eine schwache Violettfärbung wahrnehmen. Nur eine sehr zarte Schicht an der Peripherie (Fig. 3, r_1) hat mit Jod eine gelbe Farbe angenommen. Nach der Hinzufügung der 76 prozentigen Schwefelsäure scheint mit Ausnahme des gelbgefärbten

peripherischen Schichtchens (Fig. 3, *r*,) der äußere Teil der Zellwand (Fig. 3, *a*) farblos, oder derselbe zeigt nur eine schwache Cellulosereaktion; er ist nämlich hellblau gefärbt, während der innere Teil der Zellwand (Fig. 3, *e*) dunkelblau gefärbt ist. Behandelt man Material, das bis 300° in Glycerin erwärmt ist, mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure von 76%, so kann man die äußere farblose oder nur hellgefärbte Schicht nicht unterscheiden, weil der stark aufschwellbare Bestandteil aus der Zellwand entfernt ist.

Aus Obigem geht schon hervor, daß die chemische Natur des äußeren Teils der Zellwand der des Ringes ähnlich ist. Bei dem Ring, der in Vergleichung mit dem äußeren Teil sehr dick ist, sind die Farbereaktionen aber viel deutlicher. Noch mehr zeigt sich die Übereinstimmung, wenn man Material, das in dem Flemming'schen Gemisch gehärtet worden ist, untersucht. Der Ring und die äußere Schicht der Zellwand bekommen in diesem Gemisch ganz andere Eigenschaften. Anstatt bald aufzuschwellen nach Hinzufügung verschiedener Reagentien, leisten sie lange Widerstand, ohne daß dabei ihre Gestalt modifiziert wird. Eigentümlich sind die Erscheinungen, die sich bei der Einwirkung der Chromsäure darbieten. Der innere Teil der Zellmembran löst sich unter starker Aufschwellung und bisweilen unter Entstehung vieler Falten auf, während der Ring und der äußere Teil sehr lange Widerstand leisten (Fig. 4).

Die Membran der Fußzelle unterscheidet sich von den Membranen der anderen Zellen dadurch, daß an ihrer Außenseite die obenbeschriebene Schicht fehlt.

Die Struktur der Zellen.

Bei Beobachtung der zierlichen Pflänzchen bemerkt man sogleich, daß ihre Zellen sehr verschiedener Größe sind. Bei den von mir untersuchten Exemplaren wechselte die Länge der Zellen ab von 44—140 μ; einige waren noch bedeutend länger. Die Dicke der Zellen war 18—36 μ. Bei demselben Exemplar haben die Zellen bisweilen sehr verschiedene Dimensionen. In der Richtung vom Scheitel nach dem Fuß folgen auf dünne Zellen bisweilen plötzlich dicke. Pflänzchen, die aus wenigen Zellen bestehen, zeigen bisweilen schon diese Erscheinung (Fig. 43 und 49). Im Allgemeinen sind die Zellen zylinderförmig. Die Querwände sind gewöhnlich mehr oder weniger nach oben gewölbt. Bei genauer Betrachtung, und zumal bei der Untersuchung des im Flemmingschen Gemisch gehärteten Materials, ergibt sich, daß die Struktur der Membran bei den verschiedenen Zellen der Hauptsache nach eine treffende Ähnlichkeit zeigt und in Einzelheiten dennoch eine merkwürdige Verschiedenheit.

Wie im vorigen Abschnitt schon erwähnt ist, kann man bei der Zellwand einen äußeren und einen inneren Teil unterscheiden. Den äußeren Teil (Fig. 3, *a* und *b*) werde ich der Bequemlichkeit wegen Bekleidung nennen. Der Name Cuticula ist nicht ge-

eignet, weil seine physische und chemische Natur und seine Entstehungsweise ganz anders sind als bei der gewöhnlichen Cuticula. Die Bekleidung enthält sehr wenig Cellulose, aber viel einer Substanz, die in verschiedenen Reagentien aufschwillt und in dem Flemming'schen Gemisch gehärtet wird. Der innere Teil (Fig. 3, *e*), den ich Cellulosewand nennen werde, enthält dagegen viel Cellulose. Nach Härtung des Materials in dem Flemming'schen Gemisch kann man mittelst einer 20prozentigen Chromsäurelösung den äußeren Teil isolieren durch Auflösung des inneren Teils. Man sieht, daß der innere Teil aufschwillt und sich bisweilen faltet, während der äußere Widerstand leistet und seine Form beibehält. Darauf brechen die Zellen voneinander und sucht der innere Teil einen Ausweg nach außen. Zuletzt hat sich der innere Teil ganz aufgelöst, während der äußere frei umherschwimmt, ohne daß seine Form verändert worden ist (Fig. 2, *a* und Fig. 4, *a* und *b*). Während des Lösungsprozesses kann man den äußeren Teil scharf von dem inneren unterscheiden; man kann genau feststellen, was seine Form ist und in welchem Maße und auf welche Weise er teilnimmt an der Zusammensetzung der Zellwand. Der innere Teil der Zellwand ist dicker als der äußere und aus Schichten zusammengesetzt. Die Schichtung konnte ich am besten wahrnehmen nach Erwärmung während einiger Augenblicke in einem Gemisch von Salpetersäure und Kaliumchlorat und nach Blaufärbung durch Jodjodkaliumlösung und einigermaßen verdünnte Schwefelsäure (76 %). Der an das Lumen stoßende Teil der Cellulosewand löst sich in Chromsäurelösung bisweilen nicht so bald auf als der an die Bekleidung stoßende Teil und gibt bisweilen auch etwas stärkere Cellulosereaktion.

Die Bekleidung befindet sich ausschließlich an der Peripherie der Pflänzchen. Der innere Teil der Zellmembran nimmt samt der dünnen Mittellamelle teil an der Bildung der Querwände. Bei der vollständig ausgebildeten Querwand ist die Mittellamelle schwer zu unterscheiden, indem sie beiderseitig von der Cellulosewand bedeckt wird. Die Bekleidung hat im einfachsten Fall die Form eines hohlen Zylinders, der an beiden Enden offen ist, während man die Cellulosewand mit einem allseitig geschlossenen Sack vergleichen kann. Die Bekleidungen der verschiedenen Zellen liegen nahe beieinander, aber berühren einander niemals. Immer sind sie durch die Cellulosewand getrennt. Die Bekleidung ist oft an einem Ende erweitert oder verengt; bisweilen ist das an beiden Enden der Fall (Fig. 4, *a*). Häufig besteht die Bekleidung nicht nur aus einem zylinderförmigen Zellwandteil, sondern außerdem auch noch aus einem oder mehreren besonderen schmalen ringförmigen Teilen (Fig. 4, *b*). Bisweilen konnte ich sogar fünf oder sechs derartige ringförmige Bekleidungsstücke an einer Zelle unterscheiden. Diese befinden sich an ihrem oberen Ende. Die Teile der Zellwand, welche die ringförmigen Bekleidungsstücke tragen, ragen an ihren unteren Enden etwas hervor. Demzufolge scheint die Zellwand quer gestreift (Fig. 1 unten und Fig. 8). Einige Zellen umfassen mit ihrer Zellwand mehr oder weniger die angrenzenden, näher beim Scheitel sich befindenden Zellen (Fig. 1 oben). Bisweilen ist

diese Erscheinung sehr auffallend. Es gibt Zellen, die größtenteils von den Wänden anderer Zellen mit einer Art von Scheide umgeben sind. Die Bekleidung bedeckt diesen scheidenförmigen Anhang (Fig. 1, *f*) an der Außenseite, wo derselbe glatt ist. An der Innenseite kann man herumlaufende, ein wenig einspringende Leisten unterscheiden. Die scheidenförmigen Teile zeigen demzufolge Querstreifung.

Merkwürdig ist die Bekleidung bei der Scheitelzelle. Die Scheitelzelle ist gewöhnlich etwas zugespitzt, bisweilen abgerundet. Im einfachsten Fall bildet die Bekleidung ein Ganzes, das am Scheitel geschlossen und unten offen ist und das gleichmäßig die innere celluloseerreiche Wand bedeckt (Fig. 17 und 18, *c*; Fig. 21 und 22, *c*). (Die Figur 17 stellt das in dem Flemming'schen Gemisch gehärtete Objekt vor und die dazu gehörige Figur 18 dasselbe nach Einwirkung von Chromsäure. Für andere zueinander gehörige Figuren gilt dasselbe.) In anderen Fällen besteht die Bekleidung der Scheitelzelle aus zwei Teilen, einem zylinderförmigen und einem mehr oder weniger kegelförmigen bis halbkugelförmigen (Fig. 23 und 24, *a*, *d*). In wieder anderen Fällen befinden sich zwischen diesen beiden Teilen noch ein oder mehrere schmale ringförmige Bekleidungsstücke (Fig. 25 und 26, *b*; Fig. 27 und 28, *b*).

Dann und wann ist der Scheitel mit einem losen Mützchen versehen (Fig. 35, *u*), das aus cellulosehaltigem Membranstoff besteht und das auch nach Härtung in dem Flemming'schen Gemisch in Chromsäurelösung sich ganz löst oder einen oder ein paar Ringe zurückläßt (Fig. 36, *u*,). Bisweilen hat das Mützchen eine napfförmige Bekleidung, zu welcher noch ein oder mehrere ringförmige Teile hinzukommen können (Fig. 37, *u*; Fig. 38, *d*, *b*; Fig. 39, *u*; Fig. 40, *d*, *b*). Die Bekleidung dieses Mützchens kommt in chemischer Hinsicht mit den Bekleidungen der Zellen völlig überein.

Oft besteht die Bekleidung der Scheitelzelle nur aus einem zylinderförmigen Teil (Fig. 20, *a*; Fig. 30, *a* oben), indem am Scheitel die Bekleidung fehlt (Fig. 19, *h*; Fig. 29, *h*). Die Scheitelzelle ist dann oft abgerundet oder stumpf. Bisweilen befinden sich im Scheitel am oberen Ende der zylinderförmigen Bekleidung ein oder ein paar Ringe, die, wie die Bekleidung, der Einwirkung von Chromsäure, Widerstand leisten (Fig. 31 und Fig. 32, *b*).

Die Fußzelle ist oben gewöhnlich dicker als die anderen Zellen; sie läuft nach unten eng zu und breitet sich dann zu einem platten, vielästigen Fuß aus. Ihre Wand ist dicker als die Wände der anderen Zellen und was sehr merkwürdig ist, die Bekleidung fehlt. (Vergleiche Fig. 17–20, 43—52.)

Bei einigen sehr großen Zellen konnte ich zwei und drei ungefähr gleichgroße zylinderförmige Bekleidungsstücke unterscheiden (Fig. 41 und 42, *a*).

In dem Abschnitt über die Verschiedenheiten bei der Spaltung der Zellwand wird es sich zeigen, woher die große Verschiedenheit der Zellwände kommt.

Die Struktur des Ringes.

Der Zellwandring bildet sich im oberen Ende der Zellen. Wenn er vollständig entwickelt ist, d. h. kurz bevor die Zellwand berstet und er sich streckt, ist er unmittelbar an der Zellwand befestigt (Fig. 15, *i*). Die Verbindungsstelle ist dann nicht besonders schmal. Wenn aber der Ring noch nicht ganz entwickelt ist, sitzt er auf einer schmalen niedrigen Leiste (Fig. 1, *k*; Fig. 5, *k*).

Bei dem Ring habe ich zwei Teile unterscheiden können, eine peripherische, an das Zelllumen stoßende Schicht (Fig. 3, *q* und 5, *q*) und einen inneren Teil (Fig. 3, *p*; Fig. 5, *p*). Cellulose und der schon oben erwähnte eigentümliche Membranstoff kommen in beiden Teilen vor, doch die peripherische Schicht ist bedeutend reicher an Cellulose als der innere Teil. Wenn der Ring noch nicht vollkommen entwickelt ist, setzt sich die peripherische Schicht in die Leiste und ein wenig in die Zellwand das Lumen entlang fort (Fig. 5, *q*). Eine Schichtung habe ich bei dem Ring nicht wahrnehmen können. Die obenerwähnten Einzelheiten sind mit Hilfe von Reagentien festgestellt, wie es sich unten zeigen wird.

Wenn man den Ring mit Jodjodkaliumlösung behandelt, so wird er violett gefärbt, und wenn man dann 76 prozentige Schwefelsäure hinzufügt, so zeigt er Cellulosereaktion. Die peripherische Schicht ist dann deutlich dunkler blau gefärbt als der innere Teil. Wenn die Zellwand geborsten ist und der Ring sich mehr oder weniger ausgedehnt hat, so kann man beide Teile besonders gut unterscheiden (Fig. 3, *p*, *q*).

Durch Erwärmung in Glyzerin bis 300° C wird der Membranstoff, der dem Ring seine besonderen Eigenschaften verleiht, entfernt. Besonders wenn die Zellwand schon gespalten ist, kann man beobachten, daß aus dem inneren Teil des Ringes sich mehr Membranstoff aufgelöst hat als aus dem peripherischen Teil, der reicher an Cellulose ist. Der Rest des Ringes (Fig. 7, *m*) ist der Hauptsache nach als der Celluloserest der peripherischen Schicht zu betrachten. Wenn die Zellwand noch nicht gespalten ist, so zeigt sich der Ring nach Erwärmung in Glyzerin wie folgt: Er ist dünner geworden und hat sich etwas zusammengezogen. Er scheint mittelst zwei dicht nebeneinander gestellten, gespannten Häutchen an der Zellwand befestigt zu sein (Fig. 6, l_1). Diese Häutchen müssen der Hauptsache nach betrachtet werden als Cellulosereste der peripherischen Schicht.

Wie schon oben gesagt, wird der Ring in dem Flemmingschen Gemisch gehärtet. Mittelst Chromsäure kann man ihn dann von der Zellwand lösen. Während und nach der Auflösung der Zellwand kann man an dem Ring verschiedenes beobachten.

An dem isolierten, vollständig entwickelten Ring kann man zu beiden Seiten der Befestigungsstelle ein einigermaßen hervorragendes Leistchen wahrnehmen (Fig. 4, *s*). Bei verschiedener Einstellung zeigen sich diese Leistchen wie zwei Pünktchen oder zwei Streifchen. Auch vor der Einwirkung der Chromsäure sind die beiden Streifchen zu unterscheiden.

An noch nicht vollständig entwickelten Ringen sieht man, wenn man sie von der Zellwand gelöst hat, an der Befestigungsstelle zwei umgebogene Häutchen (Fig. 4, *t*; Fig. 22, *t*; Fig. 24, *t* oder Fig. 26, *t*). Diese gehören zu der peripherischen Schicht, die sich in die Leiste, auf welcher der Ring sitzt, und auch etwas in die Zellwand dem Lumen entlang fortsetzt. Während der Chromsäureeinwirkung ist die peripherische Schicht besonders deutlich zu beobachten. Man kann genau wahrnehmen, daß das Vorkommen des in dem Flemming'schen Gemisch gehärteten Stoffes in der innersten Schicht der Zellwand bis auf geringe Entfernung der Befestigungsstelle des Ringes beschränkt ist (Fig. 5, *q*).

Die Entwicklung des Ringes.

Der Anfang des Ringes ist eine kleine, ringförmige Erhabenheit an der Innenseite der Zellwand (Fig. 8, *l*; Fig. 29, *l*). Wenn diese von einiger Bedeutung geworden ist, so zeigt sie sich bei verschiedener Einstellung wie ein Pünktchen oder ein Streifchen. Behandelt man in dem Flemming'schen Gemisch gehärtetes Material mit Chromsäurelösung, so läßt die Zellwand, wo die Erhabenheit sich befindet, einen zarten Ring zurück (Fig. 9, *l*; Fig. 30, *l*). Die Entstehung des Ringes ist also mit dem Auftreten eines besonderen Membranstoffs verbunden. Während der weiteren Entwicklung des Ringes nimmt die Erhabenheit an Umfang zu und bei bestimmter Einstellung kann man bald einen doppelten Streifen beobachten. Allmählich bildet sich eine runde Leiste oder Ring, der auf einer schmalen, niedrigen Erhabenheit an der Zellwand festsitzt. Den besonderen Membranstoff, der bei der Ringbildung entsteht, kann man jetzt auch in der an das Lumen stoßenden Schicht der Zellwand bis auf geringe Entfernung der Befestigungsstelle des Ringes wahrnehmen, nämlich wenn man gehärtetes Material mit Chromsäurelösung behandelt (Fig. 5). Während seiner weiteren Entwicklung wird der Ring dicker und breiter und verschwindet allmählich die schmale niedrige Leiste, worauf er sitzt. Wenn er vollständig ausgebildet ist, ist er unmittelbar mit der Zellwand vorbunden (Fig. 15). Die modifizierten Teile der Zellwand zu beiden Seiten der Befestigungsstelle werden während des Dickenwachstums des Ringes einwärts umgebogen und werden zugleich ein Teil desselben. Sie bilden die beiden herumlaufenden Leistchen (Fig. 4, *s*; Fig. 16, *s*) des vollkommen entwickelten Ringes, dessen Verbindungsstelle breiter geworden ist. Sowohl die völlig ausgebildeten als die noch wenig entwickelten Ringe zeigen dieselbe innere Struktur; bei beiden kann man eine peripherische Schicht unterscheiden, die reicher an Cellulose ist als der innere Teil.

Auf die Frage, ob man annehmen muß, daß bei der Entstehung und während der Entwicklung des Ringes Apposition oder Intussusception von Membranstoff, oder beide Prozesse stattfinden, muß geantwortet werden, daß die Bildung des Ringes nicht erklärt werden kann durch die Annahme, daß ausschließlich Apposition stattfindet, daß man dagegen wohl eine einfache ungezwungene Er-

klärung geben kann, wenn man ausschließlich Intussusception annimmt. Die gemachten Beobachtungen reichen nicht aus, um zur Annahme zu führen. daß neben Intussusception auch Apposition stattfindet.

Wie oben erwähnt, ist die Ringbildung verbunden mit dem Auftreten eines besonderen Membranstoffes in der an das Lumen stoßenden Schicht der Zellwand. Dabei findet sehr wahrscheinlich Intussusception statt. Eine Abänderung des schon vorhandenen Membranstoffs halte ich in Verbindung mit der weiteren Entwicklung des Ringes für unwahrscheinlich. Bei dem Ringe findet während seiner Entwicklung Zunahme des eigentümlichen Membranstoffes statt, denn obgleich er viel dicker wird, bleibt seine Resistenz der Chromsäure gegenüber dieselbe. Weil die Zunahme auch innerhalb der peripherischen Schicht stattfindet, so ist man wohl fast gezwungen, auch beim Dickenwachstum des Ringes Intussception anzunehmen.

Je nachdem der Ring dicker wird, nimmt auch der Cellulosegehalt zu, denn der Celluloserest, den er nach Erwärmung in Glyzerin bis auf 300° zurückläßt, ist bedeutender, je nachdem der Ring dicker ist. Eine Apposition von Cellulose an dem Ring während seines Dickewachstums kann mit Hilfe verschiedener Reagentien nicht nachgewiesen werden. Die Zunahme des Cellulosegehalts des Ringes findet also sehr wahrscheinlich auch durch Intussusception statt.

Wenn man das Wachstum des Ringes durch Apposition zu erklären sucht, so gelangt man zu viel komplizierteren Vorstellungen und man stößt dabei auf große Schwierigkeiten. Man würde dann annehmen müssen, daß die peripherische Schicht an der Seite des Lumens immer anwachse und an der anderen Seite sich zu gleicher Zeit modifiziere; das heißt, daß sie celluloseärmer werde. Die Zunahme des eigentümlichen Membranstoffs innerhalb der peripherischen Schicht und das erste Auftreten derselben in der Zellwand können aber durch Apposition nicht erklärt werden; für diesen Membranstoff muß man deshalb wohl Intussusception annehmen oder man würde annehmen müssen, daß sie z. B. durch eine Modifikation der Cellulose entstehe. Meine Untersuchungen haben aber keine Resultate geliefert, auf deren Grund man eine Modifikation der peripherischen Schicht oder eine Umsetzung der Cellulose in die eigentümliche Ringsubstanz annehmen darf.

Die Weise, auf welche der Ring in verschiedenen Entwicklungsstadien an der Zellwand befestigt ist, ist auch schwierig mit einer Bildung durch Apposition in Einklang zu bringen. Die solide Befestigung des Ringes, und besonders der Übergang der peripherischen Schicht in die an das Lumen grenzende Zellwandschicht, weisen auf eine andere Bildungsweise hin.

Nimmt man ausschließlich Intussusception an, so ist es leicht, eine einfache Vorstellung der Entstehung und der Entwicklung des Ringes zu geben, welche vollkommen mit allen Beobachtungen in Übereinstimmung ist. Der Prozeß fängt in der Zellwand an, und zwar in der an das Lumen stoßenden Schicht. In derselben er-

scheint durch Intussusception ein besonderer Membranstoff. Zugleich entsteht an der Innenseite der Zellwand eine kleine, ringförmige Erhabenheit, wobei der innerste Teil der Zellwand eine Falte bildet. Durch Intussusception bildet diese Erhabenheit sich zu dem Zellwandring aus. Es findet dabei sowohl Intussusception der eigentümlichen Ringsubstanz als anderen Membranstoffs statt. In der peripherischen Schicht, die in den innersten Teil der Zellwand übergeht und sich als eine Falte desselben zeigt, findet besonders Intussusception von Cellulose statt.

Die Bildung der Tochterzellen.

Die Zellwand berstet, wo der Ring an ihr befestigt ist. Die Spaltung fängt an ihrer Außenseite genau gegenüber der Mitte der Befestigungsstelle an und schreitet einwärts fort bis an den Ring, aber in dem Ring selbst entsteht keine Spalte. Der Ring dehnt sich nach der Spaltung schnell aus (Fig. 8, *m*; Fig. 9, *m*; Fig. 10, *m*; Fig. 11, *m*) und bildet ein neues zylinderförmiges Membranstück zwischen den alten Membranteilen, an welchen es befestigt ist (Fig. 12, *n*). Das neue Membranstück wird ein Teil der oberen Tochterzelle. Oft dehnt der Ring sich gleichmäßig aus; es kommt aber auch vor, daß die Ausdehnung an der einen Seite etwas eher anfängt als an der anderen Seite (Fig. 10, *m*; Fig. 11, *m*).

Wenn der Ring sich streckt, hat die Scheidewand sich schon gebildet. Sie entsteht zwischen den beiden Tochterkernen als eine lose Platte (Fig. 8, *r*; Fig. 10, *r*). Während der Streckung des Ringes wird sie nach oben geschoben. Sie wandert nach dem neuen, zylinderförmigen Membranstück. Wenn sie in das untere Ende desselben gelangt ist, hört die Verschiebung auf. Die Platte bleibt da mit ihrem Rande an der Wand festsitzen (Fig. 12, *r*).

In den beiden Tochterzellen entsteht jetzt durch Apposition eine Wand, die im Gegensatz mit dem neuen zylinderförmigen Membranstück reich an Cellulose ist. Die beiden neuen Wände bedecken überall die Zellwand an der Innenseite. Demzufolge wird die neue Querwand an beiden Seiten von einer cellulosereichen Wand bedeckt. Das neue zylinderförmige Membranstück wird an der Innenseite bedeckt. Es wird so zur Bekleidung der Cellulosewand.

Man ist wohl gezwungen, anzunehmen, daß die cellulosereichen Wandschichten, welche in den Tochterzellen entstehen, durch Apposition gebildet werden, weil man doch nicht annehmen kann, daß sie an verschiedenen Stellen aus drei ganz verschiedenen Membranteilen entstehen, nämlich aus dem gestreckten Ring, aus der dünnen Scheidewand und aus der alten Cellulosewand. Die Frage, ob die Cellulosewand nach ihrer Entstehung auch durch Intussusception wachse, bleibt hier unberücksichtigt.

Wie oben erwähnt, unterscheidet das an das umgebende Medium stoßende Schichtchen der Bekleidung sich durch Gelbfärbung, wenn man die Zellwand mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure oder allein mit Jodjodkaliumlösung behandelt. Diese Modifikation konnte

ich nicht unmittelbar nach der Spaltung der Zellwand beobachten, wenn der Ring sich zu strecken anfängt, sondern wohl bei etwas späteren Entwicklungsstadien. Die geringe Modifikation entsteht also sehr wahrscheinlich auch unter dem Einfluß des umgebenden Mediums.

Bei der jungen, dünnen, noch losen Querwand habe ich auf verschiedene Weise versucht, Cellulose nachzuweisen. Es ist mir aber nicht gelungen. Nach Erwärmung bis auf 300° in Glyzerin konnte ich auch nicht bemerken, daß sie einen Rest hinterlassen hätte. Man darf also annehmen, daß sie keine Cellulose oder nur sehr geringe Spuren davon enthält. Bei der jungen Querwand habe ich weiter untersucht, ob sie überall zugleich entstehe, ob der Rand sich zuerst bilde und später der mittlere Teil, oder ob sie sich vielleicht auf eine andere Weise entwickele. Bei Behandlung des in dem Flemming'schen Gemisch gehärteten Materials konnte ich während der Auflösung des Cytoplasmas feststellen, daß die dünne Querwand sich anfangs nur durch den mittleren Teil des Protoplasten ausbreitet. Später breitet sie sich bis an die Zellwand aus, wobei das wandständige Chromatophor durchschnitten wird. Bei der Untersuchung von lebendigem Material habe ich auch auf diese Erscheinung acht gegeben und ich sah, daß die Änderung, die das Chromatophor während der Teilung erleidet, auf eine Durchschneidung in zentrifugaler Richtung hinweist.

Verschiedenheiten bei der Spaltung der Zellwand.

Oben habe ich die Bildung der beiden Tochterzellen im allgemeinen beschrieben. Der Ring nimmt einen bedeutenden Anteil an der Membranbildung der oberen Tochterzelle. Entstanden in der innersten Zellwandschicht, bildet er wie durch einen Zauberschlag den äußeren Teil eines neuen Membranstückes. Die Spaltung der alten Zellwand geht dieser merkwürdigen Erscheinung voran. Diese Spaltung zeigt Verschiedenheiten, die mit Eigentümlichkeiten der Zellwand und mit der Stelle des Ringes in Verbindung stehen. Unten werde ich die verschiedenen Fälle behandeln, die sich bei der Spaltung ereignen können.

Wie oben erwähnt, spaltet nur die alte Zellwand. Diese ist aus zwei verschiedenen Schichten zusammengesetzt, von denen ich die äußere die Bekleidung und die innere die Cellulosewand genannt habe. In einigen Fällen spalten sich diese beiden Schichten, in anderen Fällen spaltet sich nur die innere Schicht. Wenn beide Schichten spalten (Fig. 8 und 9, untere Zelle), wird die Bekleidung in zwei Stücke zerteilt, die sehr verschiedener Länge sind; das obere Stück hat die Form eines platten Ringes (Fig. 9, unteres Stück *b*); das untere Stück ist zylinderförmig (Fig. 9, unteres Stück *a*). Wenn in der oberen Tochterzelle der Zellteilungsprozeß sich wiederholt, nimmt der neue Zellwandring eine solche Stellung ein (Fig. 1, *j*, unten), daß bei der Spaltung der Zellwand die zuletzt gebildete Bekleidung auch wieder in zwei ungleiche Stücke zerteilt wird, nämlich ein kurzes oder ringförmiges oberes, und ein

langes oder zylinderförmiges unteres. Das ringförmige Stück ist gewöhnlich ebenso breit wie das früher gebildete. Wenn der Prozeß sich einige Male in der oberen Tochterzelle wiederholt, so bekommt man zuletzt eine Zelle mit einer Bekleidung, die aus mehreren ringförmigen Stücken und aus einem zylinderförmigen Stück besteht. Wie ich schon oben erwähnt habe, können alle diese Bekleidungsstücke bei im Flemming'schen Gemisch gehärtetem Material durch Chromsäure sehr deutlich nachgewiesen und leicht isoliert werden. Aus Obigem geht hervor, daß die ringförmigen Stücke von verschiedenem Alter sind; das oberste ist das älteste. Wie die ringförmigen Bekleidungsstücke, so ist auch die cellulosereiche Zellwand, die sich unmittelbar unter diesen Bekleidungsstücken befindet, von verschiedenem Alter. Die älteren Stückchen der Membran ragen über die später gebildeten etwas hervor und demzufolge ist die Zellwand mit herumlaufenden Rippen ausgestattet und zeigt Querstreifen. Die hervorragenden Teile der Membran erhalten eine schiefe Stellung und sind kleinen Kappen ähnlich (Fig. 1, *g*; Fig. 8, *g*).

Wie oben erwähnt, wird nicht immer bei der Spaltung der Zellwand von der zylinderförmigen Bekleidung ein ringförmiges Stück abgeschnitten (Fig. 10 und 11, untere Zelle). Die Bekleidung bleibt dann während der Spaltung der Zellwand ein Ganzes (Fig. 11, *a* unten) und nach der Einwirkung der Chromsäure findet man kein ringförmiges Bekleidungsstück. Wenn dieser Fall sich ereignet, spaltet sich nur die Cellulosewand. Die Stelle, die der Ring einnimmt, ist dann hiermit in Übereinstimmung. Er befindet sich hoch oder ganz oben in der Zelle dicht an der Stelle, wo die Bekleidungen von zwei Zellen sich nähern. Das neue, zylinderförmige Membranstück, das aus dem Ring entsteht, wird die Bekleidung der oberen Tochterzelle, und die schon vorhandene Bekleidung der Mutterzelle wird die Bekleidung der unteren Tochterzelle. Dieser letztere Fall scheint einfacher als der zuerst behandelte; er kann jedoch Anlaß geben zur Entstehung von Zellen mit sehr komplizierter Wandstruktur. Das alte Membranstück der unteren Tochterzelle greift etwas über die neue Membran der oberen Tochterzelle. Wenn Ringbildung und Spaltung der Zellwand sich wiederholen, so wird der übergreifende Teil (Fig. 10, *f*; Fig. 1, *f*) immer größer. Dieses rührt daher, daß die Stelle, die der Ring einnimmt und wo die Zellwand berstet, sich jedesmal etwas niedriger befindet. Demzufolge ist nach jeder Zellteilung die Hülle, welche die obere Tochterzelle an ihrem unteren Teil umgibt, etwas größer geworden. Diese Hülle zeigt Querstreifen, weil sie an der Innenseite mit Rippen ausgestattet ist (Fig. 1, *f*). Die jüngeren Teile der Cellulosewand sind nämlich jedesmal etwas kürzer als die älteren. An der Außenseite setzt die Bekleidung sich über die Hülle fort und ist dieselbe glatt.

Oft findet sich unmittelbar unter einer Zelle, die mit einer die höhere Zelle umgebenden Hülle ausgestattet ist, eine Zelle mit mehreren Kappen (Fig. 1).

Die Scheitelzelle.

Wie oben erwähnt, ist bei der Scheitelzelle die Bekleidung oft aus einem Stück gebildet, das die Cellulosewand an der Außenseite überall gleichmäßig bedeckt (Fig. 18, *c*). Es versteht sich von selbst, daß eine derartige Bekleidung unmöglich aus einem Ring entstanden sein kann. Das ist denn auch nicht der Fall. Sie entsteht aus einem Membranstück, das einem Näpfchen ähnlich ist, dessen Rand an der Innenseite verdickt ist (Fig. 13, *o*; Fig. 33, *o*). Dieses Membranstück ist identisch mit dem Zellwandring. Beide entstehen auf eine analoge Weise; ihre innere und äußere Struktur zeigt wichtige Punkte der Übereinstimmung; ihr Verhältnis Reagentien gegenüber ist ganz dasselbe und sie bilden unter ähnlichen Erscheinungen die äußere Schicht einer neuen Membran. Der napfförmige Zellwandteil bildet sich, wie der Ring, an der Innenseite der Zellwand oben in den Zellen. Während Ringe sich in allen Zellen bilden können, entstehen die napfförmigen Zellwandteile fast ausschließlich in den einzelligen Keimpflänzchen und in den Scheitelzellen. Die Bildung dieser napfförmigen Zellwandteile ist, wie bei dem Ring, verbunden mit einer Modifikation der innersten Schicht der Cellulosewand, in welcher derselbe eigentümliche Membranstoff entsteht, welchen man in dem Ringe findet. Demzufolge wird das Näpfchen durch Jodjodkaliumlösung violett gefärbt und schwillt es nach Hinzufügung verschiedener Reagentien selbst von Jodjodkaliumlösung auf. In dem Flemming'schen Gemisch wird es gehärtet. Es leistet dann der Einwirkung einer Chromsäurelösung Widerstand, weshalb es isoliert werden kann (Fig. 14; Fig. 34, *o*). Ebenso wie bei dem Ringe gelingt es auch, bei dem Näpfchen mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure von 76 % eine Cellulosereaktion zu erhalten. Die an das Lumen stoßende Schicht ist reicher an Cellulose als der übrige Teil des Näpfchens.

Der dicke Rand des Näpfchens bildet sich auf ähnliche Weise wie der Ring. Er bekommt an der Außenseite auch ein Leistchen (Fig. 14, *s*,; Fig. 34, *s*,), das dem unteren der beiden Leistchen, die sich an dem Ring befinden, entspricht. An der Oberseite geht der dicke Rand in den innersten modifizierten Teil der Zellwand über. Unmittelbar über dem oben erwähnten Leistchen spaltet sich die alte Zellwand bis an das Näpfchen. Das Näpfchen, besonders der dicke Rand, dehnt sich nach der Spaltung aus (Fig. 35, *o*; Fig. 36 *o*) und bildet ein Membranstück von gleichmäßiger Dicke, das am Scheitel geschlossen und unten offen ist (Fig. 18, *c*). Der abgeschnittene Teil der alten Wand der Scheitelzelle wird nach einiger Zeit abgeworfen. Oft kann man beobachten, daß dieser einem Mützchen ähnliche Zellwandteil noch auf der Scheitelzelle sitzt oder an derselben hängt (Fig. 35, *u*). Nach der Spaltung der Zellwand wandert die schon gebildete Querwand (Fig. 35, *v*) nach dem neuen Membranstück und bleibt in dessen unterem Ende sitzen (Fig. 12, *v*). In beiden Tochterzellen bildet sich darauf eine cellulosereiche Membran, die Cellulosewand. Der ausgewachsene napfförmige Zellwandteil ist jetzt die Bekleidung der Scheitelzelle geworden.

Wenn eine Scheitelzelle, die eine Bekleidung hat, wie oben beschrieben worden ist, sich teilt, so bildet sich in dem oberen Ende gewöhnlich ein normaler Zellwandring (Fig. 21, *j*; Fig. 22, *j*). Bei der Spaltung der Zellwand wird die Bekleidung dann in zwei Stücke zerteilt, ein napfförmiges und ein zylinderförmiges. Letzteres wird zur Bekleidung der unteren Tochterzelle. Das napfförmige und ein neues zylinderförmiges, das aus dem Zellwandring entstanden ist, werden zur Bekleidung der oberen Tochterzelle oder neuen Scheitelzelle. Wenn letztere sich teilt, so ist solches gewöhnlich wieder mit der Bildung eines Zellwandringes verbunden. Die Stelle, welche derselbe einnimmt, ist etwas mehr vom Scheitel entfernt als die Stelle des vorigen Ringes (Fig. 23, *j*; Fig. 24, *j*). Bei der Spaltung der Zellwand wird demzufolge das zylinderförmige Stück der Bekleidung in zwei ungleiche Stücke zerteilt, ein schmales ringförmiges und ein langes zylinderförmiges. Das vorhandene napfförmige, das abgeschnittene ringförmige und das neue aus dem Ring entstandene zylinderförmige Stück werden nun die Bekleidung der neuen Scheitelzelle. Nach jeder Teilung in der Scheitelzelle hat die Zahl der ringförmigen Bekleidungsstücke sich um eins vermehrt (Fig. 25; Fig. 26). Ich konnte bisweilen drei derartige Stücke unterscheiden (Fig. 27; Fig. 28, *b*).

Die erste Teilung in dem einzelligen Keimpflänzchen ist nicht immer mit der Bildung eines napfförmigen Zellwandteils verbunden. Es kann vorkommen, daß sich bei der ersten Teilung ein Zellwandring (Fig. 15, *i*; Fig. 16) bildet, der sich nach der Spaltung der Zellwand zu einem zylinderförmigen Membranstück ausdehnt (Fig. 19; Fig. 20), welches zur Bekleidung der Scheitelzelle wird. In diesem Fall wird die alte Cellulosewand am Scheitel nicht abgeworfen, sondern sie bleibt erhalten (Fig. 19, *h*). Die neue Cellulosewand legt sich dort an die alte. Weil die alte Cellulosewand dicker ist als die Bekleidung, so sieht die Scheitelzelle anders aus als eine Scheitelzelle mit vollständiger Bekleidung (vergleiche Fig. 17 und 19).

Wenn bei der Scheitelzelle der Zellteilungsprozeß sich auf die obenerwähnte Weise wiederholt, so wird bei der Spaltung der Zellwand von der zylinderförmigen Bekleidung ein schmaler Streifen abgeschnitten (Fig. 29; Fig. 30). Dieser schmale ringförmige Streifen und die neue zylinderförmige Bekleidung werden die Bekleidung der oberen Tochterzelle, d. h. der neuen Scheitelzelle (Fig. 31; Fig. 32). Wenn nun einer folgenden Zellteilung die Bildung eines Näpfchens vorhergeht, so wird am Scheitel die vorhandene Cellulosewand als Mützchen abgeworfen (Fig. 35, *u*). Am Rande dieses Mützchens findet man bisweilen einen oder ein paar Ringe, die bei dem im Flemming'schen Gemisch gehärteten Material der Einwirkung einer Chromsäurelösung Widerstand leisten (Fig. 36, u_1). Es sind ringförmige Bekleidungsstücke, die von zylinderförmigen abgeschnitten worden sind. Bisweilen haben diese Ringe nur eine sehr geringe Dicke und man muß sie dann als Reste von mehr oder weniger zurückgegangenen Bekleidungsstücken betrachten.

Bisweilen kommt es vor, daß bei der Teilung einer Scheitelzelle, die mit einer vollständigen Bekleidung aus einem Stück oder mit verschiedenen Bekleidungstücken, napf-, ring- und zylinderförmigen, ausgestattet ist, sich anstatt eines gewöhnlichen Ringes ein napfförmiger Zellwandteil bildet, der zur Bekleidung der oberen Tochterzelle wird; das heißt der neuen Scheitelzelle. Scheitelzellen, die auf diese Weise gebildet sind, zeigen ein sehr eigentümliches Mützchen (Fig. 37; Fig. 39). Die Cellulosewand des Mützchens ist nämlich mit einer Bekleidung versehen, die aus einem oder mehreren Teilen besteht, aus einem napfförmigen Teil und bisweilen auch noch aus einem oder mehreren ringförmigen (Fig. 38, *d*, *b*; Fig. 40, *d*, *b*).

Nach der ersten Teilung sind die Teilungen in der Fußzelle mit gewöhnlicher Ringbildung verbunden (Fig. 17, *j*).

Über die Entwicklung der Keimpflänzchen überhaupt.

Wenn man die abnormen Fälle unberücksichtigt läßt, so bietet die Entwicklung der Pflänzchen noch eine große Verschiedenheit dar. Die verschiedenen Fälle, die sich bei der Längswandbildung ereignen können, sind im Allgemeinen nicht an bestimmte Zellen gebunden. Zudem folgen die Zellteilungen bei den verschiedenen Pflänzchen durchaus nicht auf dieselbe Weise aufeinander. Demzufolge sind die Pflänzchen oft von der ersten Teilung an schon verschieden, besonders gilt das für die Bekleidung der verschiedenen Zellen. Aus dem verschiedenen Verhalten der Bekleidung kann man bisweilen auf die Weise schließen, in welcher ein Pflänzchen sich entwickelt hat.

Bei der ersten Teilung in dem einzelligen Pflänzchen, welches mit einem verzweigten Fuß an einem Blatt oder an etwas anderes befestigt ist, können, wie oben erwähnt, zwei verschiedene Fälle vorkommen. Die Scheitelzelle bekommt nämlich entweder eine vollständige Bekleidung (Fig. 17; Fig. 18, *c*) oder die Bekleidung fehlt am Scheitel (Fig. 19, *h*; Fig. 20). Die folgende Teilung findet bald in der Scheitelzelle, bald in der Fußzelle statt. Wenn die zweite Teilung in der Scheitelzelle stattfindet, teilt sich darauf gewöhnlich die Fußzelle, und wenn von beiden Zellen die Fußzelle sich zuerst teilt, findet die dritte Teilung meistens in der Scheitelzelle statt. Auf beide Arten erhält man ein vierzelliges Pflänzchen. Wenn bei der ersten Teilung die Scheitelzelle eine vollständige Bekleidung erhalten hat, besteht später die Bekleidung der Scheitelzelle beim vierzelligen Pflänzchen aus zwei Stücken, einem zylinderförmigen und einem kegel- oder halbkugelförmigen (Fig. 45; Fig. 46). Figur 43 stellt ein dreizelliges Pflänzchen vor, das sich wahrscheinlich auf folgende Weise entwickelt hat: Bei der ersten Teilung Bildung einer Scheitelzelle mit vollständiger Bekleidung (Fig. 44, *c*) und die zweite Teilung in der Fußzelle. Wenn die dritte Teilung dann in der Scheitelzelle stattfindet, so erhält man ein vierzelliges Pflänzchen, wie oben erwähnt. Viele derartige vierzellige Pflänzchen habe ich wahrgenommen, die sich vermutlich auf eine der beiden oben erwähnten Arten entwickelt hatten. Mit Gewißheit kann

das aber nicht gesagt werden, da auch noch eine andere Bildungsweise möglich ist, nämlich bei der ersten Teilung Bildung einer Scheitelzelle mit einer zylinderförmigen Bekleidung, die zweite Teilung in der Scheitelzelle und Bildung einer neuen Scheitelzelle mit einer vollständigen Bekleidung. Man erhält auf diese Weise auch ein dreizelliges Pflänzchen, wie in Figur 43 dargestellt ist. Die dritte Teilung findet wieder in der Scheitelzelle statt, wobei eine neue Scheitelzelle mit den zwei obengenannten Bekleidungsstücken gebildet wird. Daß wirklich die zweite und die dritte Teilung in der Scheitelzelle stattfinden können, hat sich beim Studium anderer Pflänzchen gezeigt. Ich untersuchte nämlich vierzellige Pflänzchen, wobei die Scheitelzelle mit drei Bekleidungsstücken versehen war, mit einem kegel- oder halbkugelförmigen, einem ringförmigen und einem zylinderförmigen (Fig. 47; Fig. 48). Daraus kann man schließen, auf welche Weise sie sich entwickelt haben. Wenn die Scheitelzelle mit zwei Bekleidungsstücken ausgestattet ist, mit einem kegel- oder halbkugelförmigen und mit einem zylinderförmigen, so hat wenigstens eine Teilung in der Scheitelzelle stattgefunden. Wenn sich zwischen beiden Bekleidungsstücken noch ein ringförmiges befindet, so deutet das auf zwei Teilungen in der Scheitelzelle hin, während zwei oder drei ringförmige Bekleidungsstücke zwischen den beiden anderen drei oder vier Teilungen in der Scheitelzelle anzeigen. Daraus folgt, daß bei den letzgenannten vierzelligen Pflänzchen die zweite und auch die dritte Teilung in der Scheitelzelle stattfanden. Eine andere Erklärung kann in diesem Falle nicht gegeben werden. Scheitelzellen mit drei verschiedenen Bekleidungsstücken, wie oben erwähnt, kommen bei zwei- und dreizelligen Pflänzchen nicht vor, während eine Scheitelzelle mit zwei verschiedenen Bekleidungsstücken wohl bei dreizelligen Pflänzchen, aber nicht bei zweizelligen vorkommen kann. Bei zweizelligen Pflänzchen bildet die Bekleidung der Scheitelzelle immer ein Ganzes.

Das in Figur 49 dargestellte fünfzellige Pflänzchen ist vermutlich aus einem dreizelligen Pflänzchen entstanden, wie in Figur 43 abgebildet ist, durch eine Teilung in der Scheitelzelle und eine Teilung in der mittleren Zelle, wobei Bildung eines ringförmigen Bekleidungsstückes stattfand (Fig. 50, *b*).

Wie oben erwähnt, erhalten die Pflänzchen oft schon bei der ersten Teilung eine Scheitelzelle mit einer vollständigen Bekleidung. In anderen Fällen findet das viel später statt. Ich konnte die Bildung derartiger Scheitelzellen bei fünf-, sechs- und elfzelligen Pflänzchen beobachten. Da nicht nur die Scheitelzelle, sondern auch andere Zellen sich auf verschiedene Weise entwickeln, so kann man bei den Pflänzchen, obgleich sie nur aus einer Zellenreihe gebildet sind, doch eine große Mannigfaltigkeit der Form beobachten.

Abnorm entwickelte Zellen.

In einigen Fällen ist die Zellteilung offenbar gestört worden, und zeigen die Zellen dementsprechend Abweichungen.

Zwischen den normalen Zellen kommen bisweilen sehr große Zellen mit großen Kernen vor, und mit einer Bekleidung, die aus zwei oder drei ungefähr gleichgroßen zylinderförmigen Stücken zusammengesetzt ist. Diese Zellen sind wahrscheinlich entstanden, indem bei der Karyokinese der Kern sich nicht geteilt hat und die Scheidewandbildung ausgeblieben ist[1]). Bei der Scheitelzelle und der Fußzelle können ähnliche Erscheinungen vorkommen (Fig. 41; Fig. 42).

Bei Beobachtung eines fünfzelligen Pflänzchens wurde meine Aufmerksamkeit auf die mittelste Zelle gelenkt. Sie war dreimal länger als die anderen Zellen (Fig. 51). Aus der Untersuchung ergab sich, daß die Bekleidung aus fünf Teilen zusammengesetzt war, aus drei ungefähr gleichgroßen zylinderförmigen und aus zwei schmalen ringförmigen Stücken; die letzteren befanden sich an dem oberen Ende der Zelle (Fig. 52). Die Zahl und die Verschiedenheit der Bekleidungsstücke wie auch ihre Stelle deuteten darauf hin, daß die Zelle wahrscheinlich auf die folgende Weise entstanden war: Oben in einer anfangs normalen Zelle entstand zweimal ein gewöhnlicher Zellwandring, worauf jedesmal Spaltung der Zellwand und Bildung eines neuen Membranstückes folgte. Der zweite Ring bildete sich etwas niedriger als der erste. Das oberste ringförmige und das unterste zylinderförmige Bekleidungsstück waren anfangs ein Ganzes, das aus einem Zellwandring entstanden war. Das unterste ringförmige und das mittelste zylinderförmige Bekleidungsstück bildeten auch ein Ganzes, das aus einem anderen Ring entstanden war. Das oberste zylinderförmige Stück hatte sich zuletzt aus einem Zellwandring gebildet.

Einmal fand ich ein achtzelliges Pflänzchen mit einer sehr großen Scheitelzelle, die mit sechs Bekleidungsstücken versehen war, mit einem napfförmigen, zwei ringförmigen und drei ungefähr gleich großen zylinderförmigen. Wahrscheinlich ist diese Scheitelzelle aus einer normalen Scheitelzelle mit einem napfförmigen und einem zylinderförmigen Bekleidungsstück entstanden und zwar auf eine ähnliche Weise wie die mittelste Zelle des oben erwähnten fünfzelligen Pflänzchens.

Eigentümliche Fußzellen fand ich bei einem dreizelligen und bei einem zweizelligen Pflänzchen. Sie waren aus zwei verschiedenen Teilen zusammengesetzt, aus einem oberen mit einer zylinderförmigen Bekleidung und einem unteren von der Gestalt einer gewöhnlichen Fußzelle und ohne Bekleidung. Die mittlere Zelle des dreizelligen Pflänzchens hatte eine zylinderförmige Bekleidung und die Scheitelzelle war mit zwei Bekleidungsstücken ausgestattet, mit einem napfförmigen und mit einem zylinderförmigen. Das dreizellige Pflänzchen kann sich auf die folgende Weise entwickelt haben. Die Bildung eines napfförmigen Zellwandteils ist der ersten Zellteilung vorangegangen und das Resultat dieser Teilung war eine gewöhnliche Fußzelle und eine

[1]) Siehe über karyokinetische Prozesse ohne eigentliche Kernteilung meine Abhandlung: „Über abnormale Kernteilung". (Botan. Zeit. 1903. Erste Abt. S. 219 u. 220.)

Scheitelzelle mit vollständiger Bekleidung. Die Scheitelzelle hatte sich später auf normale Weise geteilt und aus der normalen Fußzelle hatte sich nach der Bildung eines Ringes die große abnormale Fußzelle entwickelt.

Die Eigentümlichkeiten des zweizelligen Pflänzchens deuteten auf eine Teilung der großen abnormalen Fußzelle. Die Scheitelzelle war nämlich mit zwei Bekleidungsstücken versehen, mit einem ringförmigen und mit einem zylinderförmigen, was auf die folgende Entwicklung hinwies. Aus einem gewöhnlichen Keimpflänzchen war nach der Bildung eines Zellwandringes die große Fußzelle entstanden, wobei Kern- und Zellteilung ausblieben. Später hatte die Fußzelle einen Zellwandring gebildet und hatte sich geteilt, wobei die beiden Tochterzellen jede einen Kern erhielten. Bei der Spaltung der Zellwand war von der zylinderförmigen Bekleidung das obengenannte ringförmige Stück abgeschnitten. Nur auf diese Weise ist die Anwesenheit dieses Bekleidungsstückes zu erklären.

Einmal konnte ich in einer großen Zelle mit zwei zylinderförmigen Bekleidungen, wie oben beschrieben, einen Zellwandring beobachten, bei dem sich die folgende Eigentümlichkeit darbot: Die Modifikation der innersten an das Lumen stoßenden Zellwandschicht hatte sich viel mehr nach unten ausgebreitet als bei normalen Ringen der Fall ist. Der modifizierte Teil der Zellwand wurde nach unten allmählich dünner.

Bisweilen bildet sich ein Zellwandring und bleiben die Spaltung der Zellwand, die Kernteilung und die Zellteilung aus. In diesem Fall dehnt der Ring sich nicht aus. Später bildet sich eine cellulosereiche Zellwandschicht, die auch den Ring bedeckt.

Noch verschiedene andere Abnormitäten können vorkommen. Einmal sah ich an der einen Seite der Zellwand eine Spalte entstehen und den Zellwandring sich strecken, während an der gegenübergestellten Seite die Spaltung und die Streckung ganz ausblieben. Demzufolge wurde das Pflänzchen knieförmig umgebogen unter Bildung eines rechten Winkels.

Bisweilen fand ich mehrere Ringe bei einander. Einmal sah ich drei Ringe bei einander, einen von gewöhnlicher Größe und zwei kleinere; von einer cellulosereichen Zellwandschicht waren sie alle zusammen bedeckt. Spaltung der Zellwand und Streckung der Ringe waren in diesem Fall ausgeblieben. Bei Behandlung mit einer Chromsäurelösung blieben die Ringe, die in dem Flemming'schen Gemisch gehärtet waren, mit einander verbunden. Bei lebendigem Material konnte ich auch einmal drei Ringe bei einander wahrnehmen. Im Gegensatz zum vorigen Fall sah ich, daß die Zellwand sich spaltete und daß die Ringe, indem sie sich streckten, kurze Membranstücke bildeten.

Kritisches.

Wie schon oben erwähnt, sind oft die Resultate der Autoren nicht mit einander in Übereinstimmung. Meine eigenen Resultate

sind in mancher Hinsicht von den früher erhaltenen verschieden. In diesem Abschnitt werde ich auf übereinstimmende Resultate und auf Verschiedenheiten hinweisen. Wo die Ansichten anderer Autoren mit den meinigen unvereinbar sind, werde ich versuchen, die Unhaltbarkeit ersterer zu beweisen.

Was die chemische Natur des Ringes angeht, so stimmen meine Resultate am meisten mit denen von Klebahn (S. 240) und Hirn (I, S. 6 u. 7) überein. Ich nehme auch an, daß in dem Ringe ein besonderer Membranstoff vorhanden ist.

Nach einigen Untersuchern ist der Ring unmittelbar an der Zellwand befestigt, nach anderen sitzt er auf einer Leiste. Bei der von mir untersuchten Art sitzt der Ring, wenn er noch nicht vollständig ausgebildet ist, auf einer Leiste, aber später nicht mehr. Obgleich die Resultate der Autoren verschieden sind, können also ihre Beobachtungen, was diesen Punkt betrifft, doch ganz richtig sein.

Wie Pringsheim (I, S. 35), Strasburger (III, S. 165) und Hirn (I, S. 7) habe ich bei dem Ring eine peripherische Schicht und einen zentralen Teil unterscheiden können, aber nicht, wie Wille (S. 445), einen lamellösen Bau. Ich habe auf diesen Punkt besonders meine Aufmerksamkeit gerichtet, aber weder bei lebendigem noch bei gehärtetem Material und auch nicht mit Hilfe von Reagentien habe ich einen lamellösen Bau wahrnehmen können. Wohl konnte ich bisweilen kleine Querfalten an der Innenseite des Ringes beobachten (Fig. 4 *i* unten). Dieselben können verursachen, daß der Ring bisweilen einige undeutliche bogenförmige Linien zeigt, was vermutlich die Annahme einer Schichtung veranlaßt hat. Was der Unterschied zwischen der peripherischen Schicht und dem zentralen Teil angeht, so weichen meine Resultate von denen anderer Autoren ab. Nach Hirn (I, S. 7), der auf diesen Punkt besonders seine Aufmerksamkeit gerichtet hat, ist der zentrale Teil aus einer schleimartigen Masse gebildet und besteht die peripherische Schicht aus Cellulose. Den eigentümlichen Membranstoff, welcher in dem Ringe vorkommt, habe ich auch in der peripherischen Schicht und sogar in dem innersten Teil der Zellwand gefunden, während ich Cellulose auch in dem zentralen Teil des Ringes nachweisen konnte. Ich habe nur feststellen können, daß die peripherische Schicht sich von dem zentralen Teil durch einen höheren Cellulosegehalt unterscheidet.

Die Ansichten der verschiedenen Autoren über den Ursprung und die Entwicklung des Ringes sind sehr verschieden. Nach Pringsheim, Nägeli, Hofmeister, Strasburger und Hirn ist der Ring vom Anfang an zwar an der Zellwand befestigt, aber sein Ursprung und seine Entwicklung sind ganz unabhängig von derselben. Hirn (I, S. 7 u. 8) sucht das zu beweisen durch seine plasmolytischen Versuche mit Zuckerlösungen. Ich habe bei *Oedogonium cyathigerum* diese interessanten Versuche wiederholt. Die dabei erhaltenen Resultate werde ich hier mitteilen. Zehn Gramm Zucker löste ich in 100 ccm Grabenwasser. In dieser Lösung verweilten die Pflänzchen drei Tage. Dann brachte ich einen Teil derselben in das Flemming'sche Gemisch und einen anderen Teil

in Spiritus. Die in dem Flemming'schen Gemisch gehärteten Pflänzchen untersuchte ich mit einer Chromsäurelösung von 20 %: das Spiritusmaterial behandelte ich mit verschiedenen Reagentien. Die Zuckerlösung rief Plasmolyse hervor. Nach zwei Tagen konnte ich in den Zellen mit Ringen und in denen, in welchen die Ringbildung gerade angefangen hatte, eine abnorme Wandbildung beobachten. Gewöhnlich sah ich, daß da, wo der Protoplast sich von der Zellwand zurückgezogen hatte, eine neue Wand entstanden war. In Zellen, in welchen die Ringbildung schon weit vorgerückt war, konnte ich am oberen Ende des Protoplasten mehrere Lamellen wahrnehmen (Fig. 53, *y*). In anderen Zellen sah ich zwischen der Stelle, wo die Ringbildung gerade angefangen hatte. und der neugebildeten Wand oben an dem Protoplast eine eigentümliche Membranstoffmasse (Fig. 54, *z*). Selten hatte sich, wie Hirn beobachtete, um dem oberen halsartig verengten Teil des kontrahierten Protoplasten eine Masse ausgeschieden, die einigermaßen einem Ring ähnlich war. Die chemische Untersuchung der gebildeten Teile zeigte, daß sie nicht aus einer schleimartigen Masse bestanden, sondern hauptsächlich aus Membranstoff, der reich an Cellulose war. Mit einer Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure von 63 oder 76 % erhielt ich eine starke Cellulosereaktion und nach Erwärmung in Glyzerin bis 300° C. waren bedeutende Cellulosereste zurückgeblieben. Die verschiedenen Teile hatten nach der Erwärmung ihre Form beibehalten. Ich bemerke, daß sie sich nach der Erwärmung in Glyzerin mit Jodjodkaliumlösung violett färben und daß sie sich in dieser Hinsicht deshalb wie die Zellwand und der Ring verhalten. Mit Rutheniumroth nehmen sie eine hellrote Farbe an. Aus Obigem geht hervor, daß diese Gebilde sich Reagentien gegenüber im Allgemeinen wie die Cellulosewand verhalten. Bei der Untersuchung des in dem Flemming'schen Gemisch gehärteten Materials mit einer Chromsäurelösung von 20 % konnte ich jedoch feststellen, daß bisweilen eine oder mehrere Lamellen von den übrigen verschieden waren. Sie lösten sich in der Chromsäurelösung nicht, sondern sie verhielten sich ganz auf dieselbe Weise wie die Bekleidung der Membran (Fig. 55, *y*,).

Nachdem ich die oben erwähnten Versuche gemacht hatte, habe ich mich gefragt, welche Bedeutung die Versuche von Hirn für die Kenntnis des Ursprungs und der Entwicklung des Ringes haben, wenn er sich unter normalen Umständen bildet? Ich bemerke, daß, was ich bei *Oedogonium* in Zuckerlösungen entstehen sah, gewöhnlich einem Zellwandring nicht ähnlich ist. Hirn ist in dieser Hinsicht etwas glücklicher gewesen, obgleich die von ihm abgebildeten Ringe doch noch bedeutend von normalen abweichen. Auch muß man berücksichtigen, daß bei den Versuchen die Protoplasten sich unter sehr abnormen Umständen befinden. Wenn an der Stelle, wo der Protoplast sich von der Zellwand zurückgezogen hatte, etwas entsteht, das einem Ring ähnlich ist, so ist es deutlich, daß die Zellwand daran keinen Anteil hat. Damit ist aber noch nicht bewiesen, daß unter normalen Umständen die Zellwand ebenso wenig bei der Ringbildung beteiligt sei. Wie

merkwürdig die Versuche von Hirn auch sind, sie erklären nicht, wie der Ring unter normalen Umständen entsteht und wächst.

Nach Wille (S. 444) fängt die Ringbildung in der Zellwand in der Nähe des Lumens an. Nach Dippel (S. 52) entsteht der Ring durch Faltung der ganzen inneren cellulosereichen Wandschicht, nach de Bary (I, S. 80) und H. von Mohl (S. 721) durch Faltung der inneren Lamelle der Zellwand und nach Hartig (S. 417) durch Faltung einer neugebildeten Schicht. Ich selbst nehme an, daß die Ringbildung in dem an das Lumen grenzenden innersten Teil der Cellulosewand anfängt, der eine Falte bildet. Dazu konnte ich nachweisen, daß die Ringbildung mit dem Auftreten eines eigentümlichen Membranstoffes verbunden ist.

Die Frage, ob das Wachstum des Ringes mit Intussusception oder Apposition verbunden ist, ist auf verschiedene Weise beantwortet worden. Man muß dabei berücksichtigen, daß einige Autoren das Wachstum der Zellwände ausschließlich durch Intussusception und andere es ausschließlich durch Apposition erklären wollen, ungeachtet der Tatsache, daß die Untersuchung der meisten Zellwände weder Beweise zu Gunsten der einen noch der anderen Ansicht bringt. Nach Wille (S. 445) werden, während der Ring wächst, ununterbrochen Schichten eingelagert oder differenziert; nach Strasburger wächst er dagegen durch Auflagerung neuer Lamellen (II, S. 85). Später aber hat Strasburger (III, S. 165) nochmals über das Wachstum des Ringes geschrieben, ohne dabei eine bestimmte Meinung auszusprechen. Die Schichten, von denen Wille redet und welche er auch abgebildet hat, hat kein anderer Untersucher beobachten können, während Strasburger (III. S. 165) nur eine peripherische Schicht und einen zentralen Teil hat unterscheiden können.

Will man Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der Zellwand liefern, so muß man berücksichtigen, daß es ein sehr komplizierter Prozeß ist, wobei verschiedene Faktoren eine Rolle spielen. Von jedem Fall muß ein besonderes und genaues Studium gemacht werden, ohne daß man dabei von der einen oder der anderen Theorie beeinflußt wird. In vielen Fällen wird man in seinen Hoffnungen getäuscht, weil es sehr schwer oder unmöglich ist, in dem einen oder anderen Sinne Schlüsse zu machen. In einigen Fällen zeigen sich die gewählten Objekte geeigneter zum Zweck und die Untersuchung liefert positivere Ergebnisse, wie z. B. bei *Caulerpa* der Fall gewesen ist. Ich selbst untersuchte u. a. *Spirogyra*[1]). Bei dieser Untersuchung war ich wohl gezwungen anzunehmen, daß beim Wachstum der Zellwand Apposition eine sehr bedeutende Rolle spiele, ohne daß ich Beweise beibringen konnte, daß Intussusception ausgeschlossen sei. Bei der Untersuchung des Ringes von *Oedogonium* bin ich dagegen zu einem anderen Resultat gekommen. Die Entstehung und das Wachstum des Ringes kann ich nur erklären, wenn ich Intussusception annehme.

[1]) Over Wandvorming by Kernlooze cellen. (Botanisch Jaarboek. 13e deel. 1904, mit einem Auszug im Deutschen.)

Über die der Streckung des Ringes unmittelbar vorhergehende Spaltung der Zellwand sind von verschiedenen Autoren Mitteilungen gemacht worden, die mit meinen bei *Oedogonium cyathigerum* erhaltenen Resultaten im Widerspruch sind. Pringsheim (II, S. 13) nimmt an, daß beim Aufbrechen der Zellwand der Zusammenhang oberhalb des Ringes aufgehoben wird. Mehrere Pflänzchen, in denen sich Zellen befanden mit Membranen, die sich gerade gespaltet hatten und mit Ringen, die in Streckung begriffen waren, habe ich bis auf 300° C in Glyzerin erwärmt. Der Zellinhalt und verschiedene Bestandteile der Zellwand zersetzen sich dabei und lösen sich. Falls Pringsheim's Mitteilung richtig wäre, so würden die Pflänzchen an den Stellen, wo der Zusammenhang aufgehoben worden ist, gewiß auseinander fallen müssen. Das geschieht aber durchaus nicht. Die Celluloseskelette, welche die Pflänzchen zurücklassen, bestehen aus Zellenreihen, die auch an den oben genannten Stellen ihren Zusammenhang beibehalten haben.

Nach Strasburger (I, S. 189 u. 190; II, S. 85; III, S. 165) berstet nicht allein die Zellwand, sondern entsteht auch in dem Ring eine Spalte. Wenn man beim Mikroskopisieren auf eine Stelle des Ringes einstellt, so befindet sich über und unter dieser Stelle die gespaltene Membran und es scheint auf den ersten Blick, als wenn auch der Ring gespalten wäre. Bei genauerer Beobachtung zeigt es sich aber, daß solches nicht der Fall ist. Untersucht man bei in dem Flemming'schen Gemisch gehärtetem Material den Ring in verschiedenen Entwicklungsstadien während und nach Auflösung der Cellulosewand in Chromsäurelösung, so kann man wohl feststellen, daß der Ring sich ausdehnt, aber nicht, daß er sich spaltet.

Hirn (I, S. 8) erwähnt, daß die Celluloseschicht der Zellwand durch einen Kreisriß entzwei geteilt wird, aber daß der äußere Teil oder die Cuticula, von mir die Bekleidung genannt, dagegen ganz unregelmäßig entzwei gerissen wird. Bei *Oedogonium cyathigerum* habe ich ein ganz anderes Resultat erhalten. Bisweilen bleibt die Bekleidung ein Ganzes und wird sie die Bekleidung der unteren Tochterzelle; in anderen Fällen wird die Bekleidung bei der Spaltung der Zellmembran in zwei Teile geteilt, einen kurzen ringförmigen und einen langen zylinderförmigen. Die Teilung findet immer auf sehr regelmäßige Weise statt, sodaß der abgeschnittene ringförmige Teil überall dieselbe Breite erhält. Nach Hirn können die Zellen sehr bald ihre zerrissene Cuticula regenerieren. Ich habe jedoch nie eine Beobachtung gemacht, woraus sich eine Regeneration der Bekleidung vermuten ließ.

Auf Grund meiner Untersuchungen nehme ich an, daß die Bekleidung ausschließlich aus dem Ringe entsteht, der in dem innersten Teil der Cellulosewand seinen Ursprung nimmt. Nie entwickelt die Bekleidung sich aus dem äußeren Teil der Membran oder entsteht sie auf derselben.

Die meisten Autoren nehmen an, daß der äußere und der innere Teil der Zellmembranen zusammen aus dem Ring entstehen. Wille (S. 451) sagt aber, daß der Ring eine neue Membran bildet

und daß später durch eine Ausscheidung auf der Membran die Cuticula entsteht. Ich selbst bin zu einem Resultat gekommen, das mit keiner einzigen Ansicht der früheren Autoren übereinstimmt. Ich nehme an, daß der äußere Teil der Zellwand oder die Bekleidung aus dem Ring entsteht und daß der innere Teil oder die Cellulosewand später gebildet wird, wobei Apposition eine Rolle spielt. Durch Anwendung einer neuen Untersuchungsmethode bin ich zu dieser Ansicht gelangt. Die von mir angewendete Methode, härten in dem Flemming'schen Gemisch und isolieren mit Hilfe einer Chromsäurelösung, gestattet die Bildung des äußeren Membranteils aus dem Ring Schritt für Schritt zu folgen, während die spätere Bildung des inneren Membranteils leicht festgestellt werden kann. Auffallend ist die verschiedene Intensität der Cellulosereaktion bei der Zellwand vor und nach der Bildung des inneren Teils, besonders nach Erwärmung in Glyzerin bis auf 300° C.

Ein sehr dünnes, an das umgebende Medium stoßendes Schichtchen der Bekleidung erleidet eine geringe Modifikation.

Die junge Querwand betrachte ich als eine lose Platte, die nach dem unteren Ende des aus dem Ring gebildeten Membranstückes wandert. In dieser Hinsicht bestätigen meine Untersuchungen die Resultate einiger früherer Untersucher. Daß die junge Querwand während ihrer Bewegung aufwärts an der Seitenwand festsitzt, wie Wille (S. 450) meint, ist sehr unwahrscheinlich, um daß man dann schwerlich erklären kann, daß sie sich bewegt. Daß sie nicht festsitzt, geht zudem hervor aus ihrem Verhalten bei der Plasmolyse und beim Finieren. Wenn der Protoplast sich von der Seitenwand zurückzieht, so geht die junge Querwand mit im Gegensatz zu der jungen Querwand bei *Spirogyra*, die unter gleichen Umständen mit der Seitenwand verbunden bleibt. Als neu zu betrachten ist meine Ansicht, daß die Querwand nicht simultan entstehe. Zuerst entsteht ihr mittlerer Teil und später breitet sie sich aus. Verschiedene Beobachtungen deuten auf eine derartige Bildungsweise hin.

Strasburger (I. S. 192) nennt die junge Querwand eine zarte Cellulosewand. Ich habe aber auf keinerlei Weise Cellulose in derselben nachweisen können. Wenn sie an die Stelle ihrer Bestimmung gekommen ist, bildet sich bald der innere Membranteil, der sie an beiden Seiten bedeckt.

Der erste Zellwandring, der sich nach der Keimung einer Schwärmspore bildet, ist nach Hirn (I, S. 15 u. 16) ein wenig abweichend. Ich kam zum Resultat, daß in diesem Falle oft kein eigentlicher Ring gebildet wird, sondern ein Zellwandteil, der einem Näpfchen mit einem dicken Rande ähnlich ist. Diese Form entspricht der Bekleidung der ersten Scheitelzelle, nämlich wenn diese mit einer Bekleidung ausgestattet ist, welche auch ihren Scheitel bedeckt.

Die Bildung eines Näpfchens geht nicht immer der ersten Zellteilung voran. Bisweilen bildet sich ein gewöhnlicher Ring, während bei späteren Teilungen auch ein Näpfchen zur Entwicklung kommen kann. Die obere der beiden ersten Tochterzellen ist nach Hirn

(I, S. 16) die bleibende Scheitelzelle des Fadens. Bei *Oedogonium cyathigerum* beobachtete ich aber oft Teilungen in der Scheitelzelle, wobei die Bekleidung sehr regelmäßig in Stücke geteilt wird. Ich konnte napfförmige, ringförmige und zylinderförmige Bekleidungsstücke unterscheiden.

Zuletzt richte ich die Aufmerksamkeit auf das Fehlen der Bekleidung bei der Fußzelle, eine bis jetzt noch unbekannte Eigentümlichkeit dieser Zelle.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Bei der Zellwand von *Oedogonium* kann man zwei Schichten unterscheiden, die chemisch sehr verschieden sind. Die äußere Schicht enthält wenig Cellulose und viel eines eigentümlichen Membranstoffes, der durch verschiedene Reagentien aufschwillt, mit Jod schwach violett gefärbt wird und in dem Flemming'schen Gemisch gehärtet wird und in diesem Zustand der Einwirkung einer Chromsäurelösung Widerstand leistet. Wo sie an das umgebende Medium stößt, hat ein sehr dünnes Schichtchen eine geringe Modifikation erlitten; es wird demzufolge mit Jod gelb gefärbt. Die innere Schicht der Zellwand ist reich an Cellulose und ist aus Lamellen zusammengesetzt.

2. Die äußere Schicht, von mir Bekleidung genannt, besteht bei jeder Zelle aus einem Teil oder aus mehreren Teilen, nämlich aus einem zylinderförmigen und oft auch noch aus einem oder mehreren ringförmigen. Bei der Scheitelzelle kann man oft dreierlei Teile unterscheiden, einen napfförmigen, einen oder mehrere ringförmige und einen zylinderförmigen. Die Bekleidung bedeckt oft den Scheitel; bisweilen ist das nicht der Fall. Bei der Fußzelle fehlt die Bekleidung. Die innere Schicht oder die Cellulosewand umgibt das Zelllumen.

3. Wenn eine Zelle sich zur Teilung anschickt, bildet sich in dem oberen Ende ein Ring oder ein Zellwandteil, der einem Näpfchen mit einem an der Innenseite verdickten Rand ähnlich ist. Letzteres ist oft bei der ersten Teilung nach der Keimung einer Schwärmspore der Fall; bisweilen kommt es auch bei einer späteren Teilung in der Scheitelzelle vor.

4. Der Ring und das Näpfchen stimmen, was ihre chemische Natur betrifft, mit der Bekleidung überein. Bei beiden können der leicht aufschwellende Membranstoff und Cellulose nachgewiesen werden.

5. Bei dem Ring und bei dem Näpfchen kommt die Cellulose besonders in der an das Lumen stoßenden Schicht vor.

6. Die Bildung des Ringes fängt in dem innersten Teil der Zellwand an, wo ein eigentümlicher Membranstoff auftritt, während an der Innenseite der Zellwand eine Erhabenheit entsteht.

7. Die Entstehung und das Wachstum des Ringes können nur durch Intussusception verschiedener Membranstoffe erklärt

werden. Neben dem erwähnten eigentümlichen Membranstoff wird auch Cellulose eingelagert.

8. Wenn die Zellwand bei dem Ring oder bei dem dicken Rand des Näpfchens spaltet, so können dabei verschiedene Fälle vorkommen. Bisweilen bleibt die zylinderförmige Bekleidung ein Ganzes und nur die Cellulosewand spaltet. Bei Wiederholung dieses Prozesses kann die Membran einer Zelle sich derartig entwickeln, daß sie eine höhere Zelle mehr oder weniger umgibt. In anderen Fällen spaltet auch die Bekleidung, was die Entstehung von Zellen mit verschiedenen Bekleidungsstücken veranlaßt.

9. Die junge Querwand ist eine lose Platte, in welcher keine Cellulose nachgewiesen werden kann. Zuerst bildet sich der mittlere Teil; später breitet sie sich bis zu der Seitenwand aus. Sie wandert nach dem neu gebildeten Membranstück und sie bleibt in dem unteren Ende desselben sitzen.

10. Die innere cellulosereiche Zellwandschicht oder die Cellulosewand entsteht durch Apposition.

Nachschrift.

Die Publikation dieser Abhandlung hat durch verschiedene Umstände große Verzögerung erlitten. Nachdem meine Untersuchungen schon beendet waren und als das Manuskript fertig war. sind mehrere neue Publikationen über *Oedogonium* zu meiner Kenntnis gelangt. Die wichtigsten sind von Guido Kraskovits: Ein Beitrag zur Kenntnis der Zellteilungsvorgänge bei *Oedogonium*, und von K. E. Hirn, Studien über *Oedogoniaceen*, eine kritische Zusammenstellung der Untersuchungen und Beobachtungen, die in den Jahren 1901—1905 über *Oedogoniaceen* gemacht worden sind. In dieser letzteren Arbeit werden unter andern die Untersuchungen von Kraskovits, Fritsch, Scherffel und Schröder erwähnt, die ich in dieser Nachschrift, insofern sie mit meinen eigenen Untersuchungen in Zusammenhang stehen, zu besprechen wünsche. Zuerst gilt das für die Untersuchungen von Kraskovits.

Die Resultate von Kraskovits weichen in mancher Hinsicht von denen der früheren Untersucher ab. Nicht weniger sind sie von den meinigen verschieden. Nach Kraskovits (S. 246) fängt die Bildung des Zellwandringes in der Membran an. Der zentrale Teil des Ringes entsteht zuerst durch einen Verquellungsprozeß eines Teils der Zellwand, die demzufolge dünner wird. Wenn auf diese Weise die primäre Ringsubstanz oder der Ringschleim gebildet worden ist, entsteht überall an der Innenseite der Zellwand eine neue Zellwandschicht, die, wo sie den Ringschleim umgibt, dicker ist. Daß die Ringbildung mit der Entstehung einer Zellwandschicht, die den ganzen Protoplast umgibt, verbunden ist, ist eine Behauptung, welche an eine alte Vorstellung Hartig's (S. 417) erinnert, die von späteren Untersuchern nicht geteilt wird. Ich selbst habe auch nie etwas von der Bildung einer Zellwandschicht, welche die Ringanlage und die Cellulosewand zusammen bedeckt,

entdecken können, obgleich ich mit geeigneten Mitteln vom Anfang an den Ring von der Zellwand genau habe unterscheiden können.

Nach Kraskovits finden bei der Bildung des zentralen Ringteils Verquellung der Zellwand und Verdünnung derselben statt. Ich habe wohl das Auftreten eines eigentümlichen Membranstoffs konstatieren können, der in Kontakt mit verschiedenen Reagentien aufschwillt, aber ich habe durchaus nichts beobachten können, das auf eine Verquellung schon vorhandenen Membranstoffs hinweist. Im Gegenteil mußte ich annehmen, daß die Entwicklung des Ringes auch mit Bildung von Cellulose verbunden war.

Kraskovits (S. 267) nimmt an, daß die äußere Zellwandschicht, die er Cuticula nennt, aus einem Teil des Ringschleims entstehe. Hierüber habe ich eine andere Ansicht. Der Ring und die äußere Zellwandschicht enthalten einen Stoff, der durch verschiedene Reagentien aufschwillt oder verquillt. Daraus entsteht bei der Untersuchung eine große Schwierigkeit, wie Kraskovits gewiß auch erfahren hat. Es ist mir aber gelungen, diese Teile derart zu härten, daß ich sie mittelst Chromsäure isolieren konnte, was mir gestattete, festzustellen, daß der ganze Ring sich bei der Bildung der äußeren Zellwandschicht beteiligt.

Eine andere Einwendung gegen die Folgerungen Kraskovits's betrifft die Entwicklung der Querwand. Nach Kraskovits (S. 261) ist dieselbe, wenn sie mit der Längswand verbunden wird, einschichtig und sie bleibt es so lange, bis in einer der zwei Zellen, die sie scheidet, wieder Ringbildung und Teilung stattfinden. Bei einer Anzahl von Pflänzchen habe ich Querwände untersucht, auch bei Pflänzchen, die noch nur aus einigen Zellen bestanden und wobei ich feststellen konnte, wie sie sich entwickelt hatten. Es war leicht zu konstatieren, daß Querwände, die nach Kraskovits noch einschichtig sein müßten, an beiden Seiten von der inneren Zellwandschicht, die den ganzen Protoplast umgibt, bedeckt waren. Ich beharre also bei meiner Meinung, daß die Querwand, wenn sie in dem unteren Ende des neuen zylinderförmigen Membranstückes angelangt ist, bald an beiden Seiten von der Cellulosewand bedeckt wird.

Über die erste Teilung in den einzelligen Keimpflänzchen sagt Kraskovits (S. 264), daß sie von den folgenden Teilungen bedeutend abweicht, weil sie niemals mit der Bildung einer Innenschicht verbunden ist. Ringbildung hat Kraskovits bei der ersten Teilung nicht beobachtet. Die Bildung eines napfförmigen Zellwandteils wird nicht von ihm erwähnt; offenbar hat er einen derartigen Zellwandteil nicht wahrgenommen. Eine bedeutende und konstante Verschiedenheit zwischen der ersten Teilung und den folgenden Teilungen ist überhaupt nicht von mir konstatiert worden. Bei der ersten Teilung drängt sich die Bildung eines Näpfchens in den Vordergrund, während bei späteren Teilungen sich gewöhnlich ein Ring bildet. Hiermit habe ich die wichtigsten Verschiedenheiten zwischen den Resultaten von Kraskovits und den meinigen erwähnt. Kraskovits untersuchte nicht *Oedogonium*

cyathigerum, sondern andere Spezies. Zum Teil kann das die Ursache der Verschiedenheiten sein; zum größten Teil stehen sie gewiß im Zusammenhang mit den angewendeten Untersuchungsmethoden, wie ich oben schon angedeutet habe.

Obgleich die Untersuchungen Kraskovits's offenbar mit Sorgfalt angestellt worden sind, viele Figuren seine Arbeit erläutern und dieselbe vieles enthält, das für spätere Untersucher Wert haben kann, so kann ich seine wichtigsten Schlüsse doch nicht bestätigen.

Nach Fritsch (III, S. 652) ist der Ring eine wasserreiche Celluloseschicht in der Membran, welche durch Intussusception gebildet wird. Fritsch schließt sich also der Ansicht Wille's an. Die Keimung der Schwärmsporen wurde von Fritsch (I und II) bei *Oedogonium capillare* und *Oedogonium cardiacum* studiert. Bei der letzterwähnten Art beobachtete er, daß bei der ersten Teilung regelmäßig die Kappe abgeworfen wird.

Fritsch (II, S. 15) und Scherffel (S. 559) haben bei Arten mit einer halbkugeligen Basalzelle die Keimung der Schwärmsporen studiert. Fritsch ist der Meinung, daß die erste Teilung unter Ringbildung stattfindet, wobei der Ring dem der *Oedogonium*-Keimlinge gleicht oder die Form einer Kuppel bekommt, was mit meinen bei *Oedogonium cyathigerum* erhaltenen Resultaten stimmt. Scherffel ist dagegen zu einem anderen Resultat gekommen.

Von Schröder (S. 143 u. 144) ist bei einem ziemlich dicken *Oedogonium* eine sehr dicke ziemlich konsistente Gallerthülle beobachtet. Bemerkenswert ist das Verhalten dieser Gallerthülle bei der Teilung der Zellen. Sobald der Cellulosering gebildet ist und die alte Zellmembran den peripheren Riß bekommt, reizt auch die Gallerthülle mit einem meist ganz glatten, selten unregelmäßigen Riß auf. Die neugebildete Zelle hat während ihres Heranwachsens keine nachweisbare Gallerthülle; diese entsteht später. Schröder ist der Ansicht, daß die von ihm beobachtete Gallerthülle mit der äußeren dünnen Cuticula (Bekleidung) von *Oedogonium Borisianum* identisch sei.

Figurenerklärung.

Die Vergrößerung der Figuren ist wie folgt: Figur 1 und 3 1000 mal, Figur 5 2000 mal, Figur 43 bis einschließlich 52 250 mal und die übrigen Figuren 500 mal.

In den Figuren bedeutet: *a* zylinderförmige Bekleidung, *b* ringförmiges Bekleidungsstück, *c* Bekleidung, die eine Scheitelzelle an der Außenseite vollständig bedeckt, *d* napfförmiges Bekleidungsstück, *e* Cellulosewand, e_i innerste Schicht der Cellulosewand, *f* Anhang an der Zellwand, *g* Kappen, *h* Scheitel ohne Bekleidung, *i* ausgebildeter Ring, *j* nicht ganz entwickelter Ring auf einer Leiste, *k* Leiste, *l* Ringanlage, *m* sich streckender Ring, *n* neues Membranstück, *o* napfförmiger Zellwandteil mit verdicktem Rand, *p* zentraler Teil des Ringes, *q* peripherische Ringschicht, *r* äußerstes modifiziertes Schichtchen eines Ringes, der anfängt, sich zu strecken, r_i äußerstes modifiziertes Schichtchen der Bekleidung, *s* Leistchen an dem ausgebildeten

Ring, *s*, Leistchen an einem napfförmigen Zellwandteil, *t* Häutchen an dem isolierten nicht ganz entwickelten Ring, *t*, Häutchen, mit welchem der Celluloserest des Ringes an der Zellwand befestigt ist, *u* Mützchen, *u*, Ring aus einem Mützchen, das abgeworfen wird, *v* junge Querwand, *w* Protoplast, *x* Kern, *y* während Plasmolyse gebildete Lamellen, *y*, isolierte Lamelle, *z* Zellstoffmasse.

Die folgenden Figuren sind nach im Flemming'schen Gemisch gehärtetem Material gezeichnet: Fig. 1, 8, 10, 12, 13, 15, 17, 19, 21, 23, 25, 27, 29, 31, 33, 35, 37, 39, 41, 43, 45, 47, 49, 51, 53 und 54.

Die folgenden Figuren stellen vor, was nach Behandlung des im Flemming'schen Gemisch gehärteten Materials mit Chromsäurelösung zurückbleibt: Fig. 2, 4, 9, 11, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 28, 30, 32, 34, 36, 38, 40, 42, 44, 46, 48, 50, 52 und 55.

Fig. 3 ist gezeichnet nach Alkoholmaterial, das sich in Jodjodkalilösung befindet.

Fig. 5 ist gezeichnet nach gehärtetem Material, während eine Chromsäurelösung darauf einwirkt.

Fig. 6 und 7 sind gezeichnet nach Alkoholmaterial, das bis 300° C. in Glyzerin erwärmt worden ist.

Fig. 1: Zelle mit Ring und Teile der angrenzenden Zellen. Am oberen Ende hat die Zellwand einen Anhang, der die angrenzende Zelle umgibt. Unten eine Zelle mit Ring und mit Kappen.

Fig. 2: Ring und Bekleidung der mittelsten Zelle in Figur 1.

Fig. 3: Zelle mit Ring, der anfängt sich zu strecken. Ring und Bekleidung sind geschwollen durch die Behandlung mit Jodjodkalilösung.

Fig. 4: Bekleidungen und Ringe fünf angrenzender Zellen.

Fig. 5: Ring im Durchschnitt.

Fig. 6: Celluloserest eines Membranstückes mit nicht ganz entwickeltem Ring.

Fig. 7: Celluloserest eines Membranstückes mit Ring nach der Spaltung der Membran.

Fig. 8: Zelle mit Ringanlage und Zelle mit ringförmigen Bekleidungsstücken und mit sich streckendem Ring.

Fig. 9: Bekleidungen und Ringe der Zellen in Figur 8.

Fig. 10: Zelle mit sich streckendem Ring und obere angrenzende Zelle.

Fig. 11: Bekleidungen und Ring der Zellen in Figur 10.

Fig. 12: Obere und untere Tochterzelle.

Fig. 13: Einzelliges Pflänzchen mit napfförmigem Membranteil.

Fig. 14: Napfförmiger Membranteil aus dem einzelligen Pflänzchen Fig. 13.

Fig. 15: Einzelliges Pflänzchen mit Ring.

Fig. 16: Ring aus dem einzelligen Pflänzchen Figur 15.

Fig. 17: Zweizelliges Pflänzchen, obere Zelle mit Bekleidung aus einem Stück, Fußzelle mit Ring.

Fig. 18: Bekleidung und Ring Figur 17.

Fig. 19: Zweizelliges Pflänzchen, Scheitel ohne Bekleidung.

Fig. 20: Bekleidung der Scheitelzelle, Figur 19.

Fig. 21: Scheitelzelle eines fünfzelligen Pflänzchens mit Bekleidung aus einem Stück und mit Ring.

Fig. 22: Bekleidung und Ring der Scheitelzelle Figur 21.

Fig. 23: Scheitelzelle mit zylinderförmigem und mit napfförmigem Bekleidungsstück und mit Ring.

Fig. 24: Bekleidungsstücke und Ring der Scheitelzelle Figur 23.

Fig. 25: Scheitelzelle mit drei verschiedenen Bekleidungsstücken und mit Ring.

Fig. 26: Bekleidungsstücke und Ring der Scheitelzelle Figur 25.

Fig. 27: Scheitelzelle eines 25 zelligen Pflänzchens mit drei ringförmigen Bekleidungsstücken.

Fig. 28: Die fünf Bekleidungsstücke der Scheitelzelle Figur 27.

Fig. 29: Scheitelzelle mit ringförmiger Bekleidung und mit Ringanlage und Zelle mit Ring.

Fig. 30: Die Bekleidung und Ringe der Zellen in Figur 29.

Fig. 31: Scheitelzelle mit zylinderförmigem und mit ringförmigem Bekleidungsstück.

Fig. 32: Bekleidungsstücke der Scheitelzelle Figur 31.

Fig. 33: Scheitelzelle eines elfzelligen Pflänzchens mit napfförmigem Membranteil.

Fig. 34: Bekleidungsstücke und napfförmiger Membranteil der Scheitelzelle Figur 33.

Fig. 35: Scheitelzelle mit Mützchen, das abgeworfen wird.

Fig. 36: Zylinderförmige Bekleidung, napfförmiger Membranteil und Ring aus dem Mützchen der Scheitelzelle Figur 35.

Fig. 37: Scheitelzelle eines siebenzelligen Pflänzchens mit Mützchen mit Bekleidung.

Fig. 38: Bekleidung der Scheitelzelle Figur 37 und Bekleidungsstücke des Mützchens.

Fig. 39: Scheitelzelle mit Mützchen mit Bekleidung.

Fig. 40: Bekleidung der Scheitelzelle Figur 39 und Bekleidungsstücke des Mützchens.

Fig. 41: Große Scheitelzelle mit zwei zylinderförmigen Bekleidungen.

Fig. 42: Bekleidungen der Zelle Fig. 41.

Fig. 43: Dreizelliges Pflänzchen.

Fig. 44: Bekleidungen des Pflänzchens Figur 43.

Fig. 45: Vierzelliges Pflänzchen.

Fig. 46: Bekleidungen des Pflänzchens Fig. 45.

Fig. 47: Vierzelliges Pflänzchen.

Fig. 48: Bekleidungsstücke des Pflänzchens Fig. 47.

Fig. 49: Fünfzelliges Pflänzchen.

Fig. 50: Bekleidungsstücke des Pflänzchens Figur 49.

Fig. 51: Fünfzelliges Pflänzchen mit einer sehr großen Zelle.

Fig. 52: Bekleidungsstücke des Pflänzchens Figur 51.

Fig. 53: Zelle, in welcher sich nach Plasmolyse eine Wand gebildet hat.

Fig. 54: Zelle, in welcher nach Plasmolyse Wandbildung stattgefunden hat.

Fig. 55: Ring, Bekleidungsstücke und Lamelle isoliert aus einer Zelle, in welcher nach Plasmolyse Wandbildung stattfand.

Literatur.

Bary, A. de, Über die Algengattungen *Oedogonium* und *Bulbochaete*. (Abhandl. der Senckenberg. Gesellsch. Bd. I. 1854. S. 43.)

— Botanische Zeitung. 1858. Beilage. S. 80.

Dippel, Das Mikroskop. 1869. S. 52.

Fritsch, The germination of the zoospores in *Oedogonium*. (Annals of Botany. Vol. XVI. No. LXII. June 1902.)

— The structure and development of the young plants in *Oedogonium*. (l. c. Vol. XVI. No. LXIII. Sept. 1902.)

— Algological notes. No. 5. Some points in the structure of a young *Oedogonium*. (l. c. Vol. XVIII. No. LXXII. Oct. 1904.)

Hartig, Botanische Zeitung. 1855. S. 417.

Hirn, K. E., Monographie und Iconographie der *Oedogoniaceen*. (Acta societatis scientiarum fennicae. T. XXVII. No. 1.)

— Studien über *Oedogoniaceen*. I. (l. c. T. XXXIV. No. 3.)

Klebahn, H., Studien über *Zygoten*. II. Die Befruchtung von *Oedogonium Boscii*. (Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. XXIV. 1892. S. 235.)

Kraskovits, Guido, Ein Beitrag zur Kenntnis der Zellteilungsvorgänge bei *Oedogonium*. (Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. Mathem.-Naturw. Klasse. Bd. CXIV. Heft IV. Abt. I. 1905. S. 237.)

Mohl, H. von, Botanische Zeitung. 1855. S. 721.

Pringsheim, N., Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. 1854.

— Morphologie der *Oedogonieen*. 1858. (Pringsh. Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. I.)

Sachs, J. von, Lehrbuch der Botanik. 1874. S. 22.

Scherffel, Einige Beobachtungen über *Oedogonien* mit halbkugeliger Fußzelle. (Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XIX. S. 557.)

Schröder, Untersuchungen über Gallertbildungen der Algen. (Verhandl. des naturhist.-medic. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. VII. 1902—1904 S. 144.)

Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. 1880.

— Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. 1882.

— Histologische Beiträge. Heft II. Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. 1889.

Wille, N., Algologische Mitteilungen. (Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XVIII. 1887. S. 425.)

Zur Kenntnis einiger Blütensekrete nebst Bemerkungen über neuere blütenbiologische Arbeiten.

Von

Dr. Josef Fahringer, Wien.

Mit Tafel XVII.

Unter dem Titel „Beiträge zur histologischen Blütenbiologie" sind in der „Österr. Bot. Zeitschrift" mehrere Aufsätze von Porsch[1]) erschienen, in denen Blütenwachs und Futterhaare als neue Anlockungsmittel der *Orchideen*-Blüte beschrieben wurden. In einem dieser Aufsätze[2]) findet sich mein Name mehrmals erwähnt, woraus hervorgeht, daß ich die Untersuchungen über Blütenwachs früher als Porsch und keineswegs nur kursorisch durchführen konnte.

Im Herbste 1902 erhielt ich von Professor v. Wettstein eine Anzahl frische, sowie einige Formolexemplare der Blüte von *Ornithidium divaricatum* Barb. Rodr.[3]) zur Untersuchung. Die frischen Blüten verwendete ich teils zu mikroskopischen Untersuchungen, teils zu jenen chemischen Reaktionen, die sich, wie beispielsweise die Fehling'sche Reaktion, nur mit frischem Materiale durchführen lassen, während die Formolexemplare nur zur Kontrolle dienen konnten. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen waren folgende:

1. Bau des Labellum und der Sekretzellen.

Das Labellum der *Ornithidum*-Blüte (Fig. 1, *a* und *b*) ist ein längliches Perigonblatt, dessen Seitenwände zwei schwach gekrümmte Lappen erkennen lassen, zwischen denen sich der rundliche Kallus befindet. Der große Mittellappen ist auf der Oberseite gegen die Spitze zu tief braunrot gefärbt und trägt an dieser Stelle einen weißen, flockig aussehenden Überzug von Blütenwachs. Hinter

[1]) Porsch, Beiträge zur „histologischen Blütenbiologie". (Österr. Bot. Zeitschrift. 1905. No. 5 und 7. 1906. No. 2.)
[2]) Porsch, C., l. c. No. 7. pag. 255—257.
[3]) Porsch, l. c. No. 7. 1905. pag. 254.

dem Kallus bemerkt man ein zweites Klümpchen von dieser Substanz und zwar gerade der Narbe gegenüber (Fig. 1, *B*). Die große, an der Spitze des Labellum befindliche Wachsmasse hat ungefähr die Form eines römischen V und nimmt gegen den Kallus zu an Menge ab. Die unter der Wachsabsonderung befindlichen Epithelzellen unterscheiden sich in vieler Beziehung von den gewöhnlichen Epithelzellen. Vergleichen wir zunächst die Größenverhältnisse, so finden wir:

Art der Zellen. Grössen in μ.	Länge	Breite	Durchschnittsgröße Länge	Durchschnittsgröße Breite
Sekretzellen	64—80	16—24	72	20
Papillarepithel (Oberseite)	48—80	16—20	64	18
Kallusepithel	32	20—27	32	23 · 5
Papillarepithel (Unterseite)	8—20	24—32	14	28

Wie aus dieser Tabelle ersichtlich ist, sind die Sekretzellen schon durch ihre Länge ganz besonders gegenüber den übrigen Epithelzellen gekennzeichnet. Noch auffallender werden diese Zellen durch die Tinktion des Plasmas mit einem braunroten Farbstoff, sowie dadurch, daß die freie Membran der Sekretzellen rundlich gewölbt und nicht papillös hervorgezogen erscheint, ferner, daß sich die erwähnten Zellen durch Lage, Gestalt der freien Membran und Färbung sehr markant von dem übrigen Epithel abheben. Es sind offenbar ganz besonders der Funktion dieser Zellen entsprechende umgewandelte epitheliale Gebilde. Untersuchen wir diese Zellen an einem Querschnitt durch das Vorderende des Labellums, so sehen wir längliche, an der freien Seite abgerundete Zellen mit einer etwa 1.6 μ dicken Membran, deren Inhalt aus einem Protoplasten von grobkörniger Struktur besteht. Meistens ist der ziemlich große Kern durch große lichtbrechende Klümpchen derart verdeckt, daß er kaum sichtbar ist (Fig. 2, *A*). Erst nach Behandlung mit Alkohol, welcher diese lichtbrechenden Körper löst, tritt der Kern schärfer hervor und läßt eine ovale Form und körnigen Inhalt erkennen. Die erwähnten stark lichtbrechenden Klümpchen scheinen nach ihrem Verhalten zu den Lösungsmitteln, sowie schon nach ihrem Aussehen, Wachsabsonderungen zu sein. Die Cuticula ist in solchen Zellen mit Wachskörpern nicht verändert. Die Zellen des Labellum der *Ornthidium*-Blüte gehen somit an ganz bestimmten Stellen in ein sezernierendes, durch Größe, Färbung und Form der Zellen deutlich verschiedenes Epithel über, dessen Tätigkeit sich ohne chemische Veränderung der Cuticula vollzieht.

2. Über den Chemismus und die Natur des Blütenwachses.

Die chemische Untersuchung der Wachssubstanz gestaltete sich insofern sehr schwierig, als alle verfügbaren Blüten zusammen kaum 1 gr Wachs lieferten.

Die von Zimmermann[1]) angeführten Reaktionen ließen sich ohne weiteres durchführen und ergaben folgende Resultate: Die Substanz löst sich wenig in kaltem Alkohol mit etwas Rückstand, leicht in Äther, Chloroform und Benzol, ebenso in heißem Alkohol. Mit Alkanatinktur geschmolzen, bildeten sich violette Tröpfchen; dagegen erzeugten Säuren und Basen keine wesentlichen Veränderungen an der Substanz. Machen diese Reaktionen an und für sich die Natur des Sekretes als wachsartigen Körper wahrscheinlich, so wird dies durch den Vergleich mit anderen Wachsarten in beigegebener Tabelle[2]) nahezu völlig sichergestellt:

Tabelle pflanzlicher und tierischer Wachsarten.

Wachsart	Spez. Gew. 15° C.	Schwerpunkt	Löslichkeit in kaltem Alkohol	Löslichkeit in heißem Alkohol	Löslichkeit in Äther	Löslichkeit in Benzol	Besondere Eigenschaften
Japanwachs	1—1·06	52°—55°	unlösl.	leicht	kalt, wenig heiß flockig	leicht	Glycerin
Ocubawachs	0·92	39°—40°	wenig	leicht	heiß leicht	—	—
Galaktodendronwachs	—	50°—52°	—	—	—	—	—
Myricawachs	1—1·005	45°—46°	sehr wenig	20 Teil. teilw.	löslich 4 : 1	—	—
Ficuswachs	—	56°—57°	wenig	leicht	leicht	—	löslich in heiß. Terpentinöl u. fetten Ölen.
Balanopherenwachs	—	100°	—	—	—	—	löslich in H_2SO_4
Carnaubaw.	0·995—0·999	80°—81°	wenig	vollst.	vollst.	—	—
Palmwachs	0·992—0·995	102°—105°	wenig	leicht in viel Alk.	vollst.	—	gemengt mit Harz.
Bienenwachs	0·960—0·963	62°—62·5°	unlöslich	9/10 in 50 Teil.	löslich 1 : 10	leicht	löslich in äth. Ölen verseifbar.
Coccidenw.	0·970	82°—83°	wenig	wenig	wenig	leicht	löslich in äth. Ölen verseifbar.
Maxillariaw. (*Ornithidium*-blüte)	—	64°—102°	wenig	leicht	leicht	leicht	gemengt mit Harz und äth. Ölen.

Wohl alle hier erwähnten pflanzlichen Wachsarten, auch das Blütenwachs von *Ornithidium*, sind Glyceride, die keine freien Fettsäuren enthalten, weshalb sie auch nicht verseifbar sind, im Gegensatz zu den tierischen Wachsarten, die bekanntlich freie

[1]) Zimmermann, Mikroskopische Technik. 1892.
[2]) Schädler, Technologie der Fette und Öle des Pflanzen- und Tierreiches. Berlin 1863.

Fettsäuren enthalten. Daher ergab sowohl die Akroleinprobe als auch die Kampferprobe[1]) bei der Untersuchung des Blütenwachses ein negatives Resultat. Auch die gewöhnlichen Eiweis- und die Fehling'schen Zuckerreaktionen führten zu keinem positiven Ergebnisse. Es fehlen also bestimmt Beimengungen von Eiweiß, Fett und Zucker. Lösen wir dagegen die Substanz in Alkohol, so färbt sich die Lösung bei Behandlung mit dem Millon'schen Reagens schwach rot, was auf das Vorhandensein ätherischer Öle hindeutet. Versetzt man eine Lösung in etwas Alkohol mit H_2SO_4, so färbt sich die Lösung alsbald gelbgrün, es muß also auf Beimengungen von harzartigen Körpern geschlossen werden, da ja bekanntlich die Schwefelsäure bei größeren Mengen Harz dieses durch Rotfärbung, bei geringeren Mengen durch Gelbgrünfärbung anzeigt. Überdies deutet der hohe Schmelzpunkt des Rückstandes auch schon darauf hin. Das Blütenwachs von *Ornithidium divaricatum* ist also ein fettfreies Glycerin mit Beimengungen von ätherischen Ölen und harzähnlichen Körpern. Porsch[2]) gibt in seiner Arbeit an, daß er an einem einzigen Formolexemplar nicht weniger als 13 Reaktionen ausgeführt habe. Wenn man bedenkt, daß eine Blüte kaum $^1/_5$ g Substanz liefert und gewisse Reaktionen, z. B. die Fehling'sche Reaktion, nur mit frischen Exemplaren gemacht werden können, so ist wohl klar, daß die von ihm diesbezüglich gemachten Angaben meinem Manuskripte entlehnt und als „eigene" Untersuchungen angeführt wurden. Das Urteil über ein derartiges Vorgehen mag der Öffentlichkeit überlassen bleiben. Was die physikalische Eigenschaft des Blütenwachses anbelangt, so konnte ich die kristallinische Beschaffenheit der Substanz durch Auskristallisieren des Wachses aus alkoholischer Lösung nachweisen und feststellen, daß die meist zu Klümpchen vereinigten tafelförmigen Kriställchen die bereits von Wiesner[3]) erwähnte Doppelbrechung zeigen. Die vorliegende Untersuchung ergibt also eine nahezu vollständige Übereinstimmung mit den bereits untersuchten pflanzlichen Wachsarten, sowohl in chemischer als auch in physikalischer Hinsicht.

Dasselbe ist nun auch bezüglich der Entstehung und Sekretion des Wachses der Fall. Untersucht man nämlich die wachsabsondernden Stellen unter Zusatz von Alkohol und beobachtet den langsamen Lösungsprozeß unter dem Mikroskop, so bemerkt man zunächst, daß eine große Anzahl lichtbrechende Klümpchen gar bald angegriffen werden, sich in Tröpfchen umwandeln und schließlich ganz verschwinden, und zwar so, daß der ursprünglich von diesen Körpern völlig verdeckte Kern im Plasma der sezernierenden Zellen sichtbar wird (Fig. 2, *A* und *B*).

[1]) Auf Wasser rotierender Kampfer stellt sofort diese Bewegungen ein, sobald nur die geringsten Spuren von Fett auf die Wasseroberfläche gelangen. Siehe übrigens die meisten Handbücher der organischen Chemie.

[2]) Porsch, l. c. pag. 253 ff.

[3]) Wiesner, J., Über die kristallinische Beschaffenheit der geformten Wachsüberzüge. (Bot. Zeitung. 1876. pag. 225 ff.)

Es werden also im Protoplasma Wachskörner vorgebildet und sodann durch die unverändert bleibende Cuticula nach außen abgeschieden. Die unter den sezernierenden Oberhautzellen befindlichen Mesophyllzellen des Labellum weisen gleichfalls lichtbrechende Körper auf, die aber nicht, wie Porsch[1]) angibt, wachs- oder fettartiger Natur sein können, daß sie schon durch das Wasser verändert werden und gar bald verschwinden. Die Absonderung des Blütenwachses erfolgt allseitig und zwar so, daß das abgeschiedene Wachs (Fig. 3, *A*, *B*) sehr deutlich die Konturen der sezernierenden Zellen aufweist. Die von Porsch[2]) erwähnte schollenartige Absonderung des Blütenwachses ist an frischen Exemplaren nicht zu sehen, während die in Formol mazerierte Substanz oft so aussieht. Diese oben erwähnte Struktur[3]) des Blütenwachses ist für viele pflanzliche Wachsarten charakteristisch. Das hier beschriebene Blütenwachs von *Ornithidium divaricatum* muß also sowohl in Bezug auf die chemischen und physikalischen, als auch hinsichtlich der Entstehung und Ausscheidung zu den pflanzlichen Wachsarten gerechnet werden.

3. Biologische Bedeutung des Blütenwachses.

Das Blütenwachs von *Ornithidium divaricatium* Barb. Rodr. dient nach Porschs[4]) Ansicht als Anlockungsmittel für Wachs bereitende Insekten, was auch durch Wettsteins[5]) Beobachtung erhärtet wird. Nun, ich bin der Ansicht, daß die Beobachtung Wettsteins nur erweist, daß diese Substanz von verschiedenen Insekten abgenommen wird. Wozu diese Substanz aber von den Insekten verwertet wird und worin also die biologische Bedeutung gerade dieses Anlockungsmittels, und speziell für diese Pflanze liegt, das vermag uns die Beobachtung nicht zu ergeben. Porsch[6]) behauptet aber, „daß hier die Blüte denjenigen Stoff, den sich die Insekten zu ihrem Zellenbau selbst bereiten müssen, als Anlockungsmittel fix und fertig . . . darbietet.“ Diese Behauptung ist unrichtig. Es gibt überhaupt keine natürlichen oder künstlichen Nahrungs- und Nutzmittel, die an und für sich direkt zum Aufbau des tierischen Organismus verwendet werden können; denn alle in den tierischen Körper gelangenden Substanzen werden ausnahmslos durch gewisse Prozesse des lebenden Protoplasmas in geeigneter Weise umgewandelt. Dasselbe ist auch bezüglich der Wachsabsonderungen der Insekten der Fall. Wir kennen keinen einzigen

[1]) Porsch, l. c. No. 7. 1905. pag. 258.
[2]) Porsch, l. c. No. 7. pag. 255 und Tafel IV, Fig. 9.
[3]) Siehe Wiesner, Beobachtung über die Wachsüberzüge der Epidermis (Bot. Zeit. 1871 pag. 769 ff.) und De Bary, Über die Wachsüberzüge der Epidermis. (Bot. Zeit. 1871.)
[4]) Porsch, l. c. pag. 255 und Mitteilungen des naturw. Vereins an der Universität Wien. Jahrg. II. 1904. No. 4—7. pag. 52.
[5]) Wettstein, R. v., Vegetationsbilder aus Südbrasilien. 1904. pag. 30.
[6]) Porsch, l. c. No. 7. pag. 255.

Fall, in welchem nicht das Wachs in eigenen Drüsen entweder aus Nahrungssäften (Cocciden, Aphiden, Aleurodiden) oder aus dem Honig (Apiden) hergestellt wird. Das Bienenwachs ist somit ein Umwandlungsprodukt des Honigs oder anderer Nahrungssäfte. Die Bienen zum Beispiel müssen also zur Herstellung des Wachses vor allem honigliefernde Pflanzen aufsuchen, und hätte also eine Wachsabsonderung auf einer Blüte gar keinen Zweck, besonders dann nicht, wenn diese Substanz chemisch so verschieden ist von tierischem Wachs, wie das Blütenwachs von *Ornithidium divaricatum*. Die pflanzlichen Wachsarten sind Gemenge von Cerotinsäure-Myricylester, Myricyl-Alkohol nebst aromatischen Kohlenwasserstoffen und einigen Alkoholen und Oxysäuren. Bienenwachs enthält dagegen ein Gemenge von Cerotinsäure und Palmatinsäure-Myricylester, ferner Myricylalkohol. Cerilalkohol, einige ungesättigte Fettsäuren und Kohlenwasserstoffe, Alkohol- und Melissensäure. Ja, es läßt sich sogar nachweisen, daß Bienenwachs keine Spuren pflanzlichen Wachses enthält, und zwar gestattet dies die Köttsdorfer'sche Zahl (als Maß für die Sättigungskaprizität der gesamten Fettsäuren). Daneben gibt noch das spezifische Gewicht, der Schmelzpunkt, sowie das Verhältnis der Ätherzahl zur Säurezahl sichere Anhaltungspunkte für Beimengungen zum Bienenwachs irgendwelcher Art. Die Köttsdorfer'sche Verseifungszahl des reinen Bienenwachses = 95, die Verhältniszahl = 3·75; Carnaubawachs hat dagegen die Verseifungszahl 79, die Verhältniszahl = 19. Geringe Beimengungen verändern sofort die Verhältnis- und Verseifungszahl. Reines Bienenwachs aber enthält niemals auch nur Spuren von pflanzlichem Wachs. Ähnlich verhält es sich natürlich auch bei anderen Insekten, die Wachs absondern. Es ergibt sich also aus der Entstehungsweise des tierischen Wachses, sowie aus dem Chemismus desselben die vollständige Unrichtigkeit der Porsch'schen Auffassung.

Auch der biologische Zweck dieses Sekretes wäre sonach total verfehlt, sobald man der Porsch'schen Auffassung beipflichtet. Wenn auch die schneeweiße, von der braunroten Unterlippe der Blüte sich scharf absondernde Wachsmasse, wie schon Wettstein[1] richtig vermutete, Insekten aus der Ferne anlocken dürfte, so liegt vor allem die Bedeutuug des Sekretes als Anlockungsmittel in einer ganz anderen Verwertung als in der von Porsch angegebenen. Es ist lange bekannt, daß die Bienen klebrige Überzüge von Knospen, Wachsabsonderungen von Blättern oder Früchten u. dergl. einsammeln, um daraus ein Klebemittel (Propolis oder Klebwachs) herzustellen, das ihnen zum Verstopfen von Ritzen und Fugen u. dergl. dient. Die große Klebrigkeit des frischen Wachses, sowie überhaupt die ganze Beschaffenheit desselben deuten an und für sich schon darauf hin, daß es wohl nur zu diesem Zwecke von den Bienen verwertet wird. Es liefert also lediglich sogenanntes Klebwachs (Propolis). Übrigens ist es ein ausgezeichnetes Abwehrmittel

[1]) Porsch, l. c. No. 7. pag. 258.

gegenüber kleinen pollenfressenden Insekten (z. B. Nitituliden), die an dieser klebrigen Masse haften bleiben dürften. Damit ist wohl auch die spezielle biologische Bedeutung des Blütenwachses erklärt. Die Sicherung der Fremdbestaubung ist durch die Lage der Wachsabsonderungen (Fig. 1, *A* und *B*) bedingt: die für die Vermittlung der Befruchtung besonders wichtigen anthophilen Hymenopteren werden, um eine sonst nicht allgemein vorkommende für sie notwendige Substanz, nämlich Klebwachs, zu erhalten, gerade diese nicht sehr auffallenden grünlichen Blüten, deren Wachssekret übrigens den Weg zur Blüte zeigt, aufsuchen, während andere schädliche Formen durch die Klebrigkeit des Wachses abgehalten werden. Dazu kommt noch, daß das Wachs an und für sich nur von einer sehr geringen Anzahl von Insekten verwertet werden kann, also die Blüte von vornherein von vielen Schädlingen nicht beachtet werden dürfte. Daß gerade bei den *Orchideen* solche von den gewöhnlichen verschiedenen Anlockungsmitteln, wie Blütenwachs oder Futterhaare[1]), vorkommen, ist uns aus der vollkommenen Anpassung der *Orchideen*-Blüte an die Insektenbefruchtung um so eher erklärlich, als hier der Pollen des einzigen (selten zweier) Staubgefäßes vor den Angriffen verschiedener Insekten geschützt werden muß. Diese doppelte biologische Bedeutung einzelner Anlockungsmittel, wie sie gerade für *Orchideen* charakteristisch sind, wird noch späterhin Gegenstand eingehender Besprechung sein.

4. Einige Bemerkungen über Beschaffenheit und biologische Bedeutung einiger Anlockungsmittel.

Die verschiedenen Anlockungsmittel[2]), die von einer großen Anzahl von Blütenpflanzen den tierischen Besuchern zur Sicherung der Fremdbestäubung geboten werden, wirken auf Gesichts-, Geruchs- und Geschmackssinn derselben. Die Ausbildung verschiedener Anlockungsmittel wie Honig, Futterhaare, Futterpollen etc. erklärt sich nur aus den verschiedenen Bedürfnissen der sich von Pflanzenstoffen nährenden Tiere, ebenso wie Farbe und Duft auf Anlockung aus der Form berechnet und dem ziemlich gut ausgebildeten Geruchs- oder Gesichtssinn verschiedene Insekten angepaßt sind. Auf diese Weise gewinnen sich die Pflanzen einerseits ganz bestimmte für ihre Entwicklung förderliche Besucher, während andererseits schädliche Gäste abgehalten werden. Auf die Frage der biologischen Bedeutung von Blütenfarbe und Blütenduft will ich hier nicht weiter eingehen, nachdem ja auf diesem Gebiete bereits eingehende Untersuchungen von Plateau[3]) und Andreae[4]) vor-

[1]) Porsch, l. c. No. 5. pag. 165.

[2]) Porsch, Die Anlockungsmittel der Pflanzen im Lichte neuerer Forschungen. (Mitteilungen des Naturwissenschaftl. Vereins an der Universität Wien. 1904. No. 4. pag. 25 ff.)

[3]) Plateau, Comment les fleures attirent les insectes. (Bull. de l'Academie royale d. sc. de lettr. et b. arts de Belgique. 1895. 1896. 1897.)

[4]) Andreae, Inwiefern werden Insekten durch Blütenfarbe und Duft der Blumen angezogen? (Beihefte zum Bot. Centralblatt. Bd. XV. Heft 3.)

liegen, deren Ergebnisse von Porsch[1]) eingehend besprochen und in charakteristischer Weise zusammengefaßt wurden. Viel notwendiger erscheint es mir, die für die Ernährungsweise und speziellen Lebensbedürfnisse einzelner Tiere wichtigen Anlockungsmittel zu besprechen. Zu diesen gehört vor allem der Blütenhonig. Dieses bei zahlreichen Pflanzen vorkommende Sekret ist einer von den unentbehrlichsten Nahrungsstoffen der verschiedensten Insekten, welche die Befruchtung vermitteln und in manchen Fällen auch Schutz gegen Schädlinge[2]) bieten. Deshalb finden wir auch bei Honigblütlern die mannigfaltigsten Einrichtungen[3]) zum Aufbewahren und zum Schutze des Honigs. Als Beispiel möchte ich hier die Blüte von *Symphytum tuberosum* L. anführen, welche ich näher zu untersuchen Gelegenheit hatte. Die glockenförmige Blumenkrone dieser Pflanze[4]) trägt am basalen Ende einen gelblich aussehenden Wulst, der um den Fruchtknoten einen Ring bildet. Diese Wulst besteht, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, aus zahlreichen Trichomen, ganz ähnlich den nach Porsch[5]) bei *Maxillarien*-Arten vorkommenden, von ihm beschriebenen Futterhaaren. Die Trichome (Fig. 4, *A* und *B*) sind ein- bis zweizellig, besitzen eine dicke cutinisierte Membran.

Der Protoplast der etwa 1 mm lang werdenden Trichome besteht aus einem ziemlich homogen granuliertem Inhalt mit einem mehr oder weniger basal gelagerten Kern. Die Fehling'sche Reaktion beweist, daß diese Haarzellen Zucker enthalten. Wenn man mittelst Glyzerin oder absolutem Alkohol dem Protoplast Wasser entzieht, so scheiden sich würfelförmige Zuckerkristalle in größerer Menge ab. Der Blütenhonig enthält etwa 77 % Wasser und 23 % Zucker und liefert eine Einzelblüte ungefähr 6—8 mg. Zucker. Zu einem einzigen Gramm Zucker müssen also zirka 119 Blüten abgesucht werden, zu einem Kilogramm sind etwa 119000 Blüten erforderlich. Diese Zahlen erklären zur Genüge das ungemein häufige Vorkommen der *Symphytum*-Arten, die zu den beliebtesten Besuchsobjekten für anthophile Insekten gehören. Die große Zahl der reichlich Honig absondernden Trichome gestattet überdies einen mehrmaligen Besuch durch Insekten, und zwar so, daß die Fremdbestäubung ziemlich gut gesichert erscheint. Überdies sind die Trichome selbst durch die dicke, ziemlich harte Zellmembran gut geschützt und man findet selbst an alten, bereits von Stacheln angebohrten Blüten die Trichome unverletzt, da die Bienen sich eben mit dem außen abgeschiedenen Honig begnügen müssen. Wir haben es also hier mit einem Fall ganz be-

[1]) Porsch, l. c. Mitteilungen des naturw. Vereins. pag. 26 ff.

[2]) Wettstein, R. v., Über die Kompositen der österr.-ung. Flora mit zuckerausscheidenden Hüllschuppen. (Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Math.-naturw. Klasse. 1888.)

[3]) Darwin, Ch., Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche *Orchideen* von Insekten befruchtet werden. Übersetzt von Carus. Stuttg. 1877.

[4]) Kerner, A. v., Pflanzenleben. 2. Aufl. Leipzig 1898. pag. 254 ff. u. a. O.

[5]) Porsch, l. c. I. pag. 166.

sonderer Anpassung an die Insektenbefruchtung vermittelst Honig absondernder Trichome zu tun. Außer dem Blütenhonig ist nur noch der Pollen als ein allgemein verbreitetes Anlockungsmittel der Blumen zu nennen, die einzelnen Fälle ausgenommen, in denen ein Teil der Antheren direkt zu sogenannten Beköstigungsantheren umgewandelt ist, z. B. bei *Cassia fistula* L.[1]) Doch ist dies nur meist dann der Fall, wenn keine Honigabsonderungen stattfinden. In den meisten Fällen kommt es zur Ausbildung von zahlreichen Staubgefäßen, von denen dann einzelne ohne Gefahr für die Befruchtung abgeweidet werden können *(Ranunculaceae, Rosaceae)*, oder es stehen die Einzelblüten in dichten Blütenständen zusammen und es werden dann nur wenige Antheren ausgebildet *(Compositae, Umbelliferae)*. Die große Zahl besonders solcher Pflanzen, die den Insekten Honig oder Pollen liefern, darf uns nicht Wunder nehmen, wenn wir beachten, daß gerade diese Anlockungsmittel für die Lebensverhältnisse der meisten Insekten von enormer Bedeutung sind. Die hier mitgeteilte Tabelle mag das Verhältnis der Blütensekrete zu den Lebensmitteln der Bienen klarlegen[2]):

Benennungen	H_2O.	Glukose	Fruktose	Saccharose	Dextrin	Pollen Wachs	Fettsäure (Fette)	N.	Hypoxantin.
Blütenhonig[1])	79·62	22·47	37·96	23·02	—	—	—	—	—
Pollen[2]) . .	6·32	—	—	12·97	—	3·61	7·41	27·81	0·077
Bienenhonig[3])	18·96	36·2 (zus. 72·5)	27·11 (zus. 72·5)	2·69	3·89 (zus.)		—	0·11	—
Futterbrei[4]) .	65·62	24·84	—	—	—	—	9·38	43·95	—

Benennungen	Harze	Farbstoffe	Stärke	Cuticula	Asche	Ameisensäure	Trockensubst. Glukose	Trockensubst. Saccharose
Blütenhonig[1])	—	—	—	—	1·44	—	47·21	30·16
Pollen[2]) . .	8·17	2·06	6·16	12·49	3·805	—	—	—
Bienenhonig[3])	—	—		—	0·24	11·42	88·89	3·75
Futterbrei[4]) .	—	—	—	—	3·04	—	28·75 (zus.)	

[1]) Mittel aus 9 Analysen. [2]) Mittel aus 2 Analysen [3]) Mittel aus 173 Analysen. [4]) Mittel aus 3 Analysen.

Aus dieser Tabelle geht zunächst hervor, daß der Blütenhonig sehr wässerig ist und verhältnismäßig wenig Zucker enthält, die

[1]) Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. Bd. III. Teil I. p. 366 ff.

[2]) König, J., Chemische Zusammensetzung der menschl. Nahrungs- und Genußmittel. Berlin. V. Springer. 1903. Bd. I.

Bienen also gezwungen sind, ziemlich viele Blüten abzusuchen, um einigermaßen Honig zu bekommen. Auch besteht der Blütenhonig fast zu gleichen Teilen aus Glukose und Saccharose, während im Bienenhonig nur wenig Saccharose vorhanden ist; offenbar wird die Umwandlung der Saccharose in Glukose im Körper der Bienen durch geeignete Fermente vollzogen. Ferner ist noch zu erwähnen, daß der Bienenhonig freie Ameisensäure enthält, die eben erst im Körper der Bienen erzeugt wird. Der wässrige, fett- und eiweisreiche Futterbrei wird fast ausschließlich, wie wir hier sehen, aus dem Pollen erzeugt und nur wenig Honig beigemengt, und dürfte wohl auch hier das überschüssige Wasser des Blütenhonigs verwendet werden. Wir können also behaupten, daß Honig und Pollen für die Lebensbedürfnisse der meisten Insekten vollkommen ausreichen, denn bei fast allen nicht räuberisch lebenden Insekten verhält es sich bezüglich der Ernährung ähnlich. Honig und Pollen müssen also als Anlockungsmittel hinsichtlich ihrer biologischen Bedeutung allen anderen vorangestellt werden. Dagegen besitzen die sonst noch vorkommenden Anlockungsmittel, wie Futterhaare, Blütenwachs etc., die ja nicht allgemein vorkommen, eine untergeordnete, nur aus den speziellen Lebensverhältnissen solcher Pflanzen erklärliche Bedeutung.

Unter diesen wären zunächst zu erwähnen die von Porsch[1]) als „Futterhaare" bezeichneten Eiweiß- und Fettdrüsen, die bei einigen tropischen *Orchideen*, sowie auch einigen anderen einheimischen Pflanzen vorkommen. Vor allem nun ist festgestellt, daß die Futterhaare durchaus keine neuen Anlockungsmittel sind, wie Porsch behauptet, denn schon Darwin[2]) erwähnt an verschiedenen Stellen seines Werkes „Über die verschiedenen Einrichtungen der *Orchideen* zum Zwecke der Fremdbestäubung", das Vorkommen von vorragenden Leisten und Fransen, die von Bienen (*Euglossa*-Arten) benagt werden, eine Tatsache, die übrigens auch von Crüger[3]) durch direkte Beobachtung erhärtet wurde. Es handelt sich hier auch um boniglose Blüten, und die Angaben Crügers und Darwins beweisen, daß Futterhaare bei *Orchideen* ziemlich verbreitet sein dürften. Nur hat Darwin keine genaue Beschreibung derselben gegeben, und bietet uns die Arbeit von Porsch in dieser Hinsicht eine wertvolle Ergänzung. Allerdings sind die angeführten Reaktionen auf Eiweiß meiner Meinung nach unzulänglich, um so mehr, als bei den meisten von ihm untersuchten *Maxillarien* ätherische Öle in der Blüte vorkommen, die durch die von Porsch angeführten Reaktionen viel besser angezeigt werden als Eiweißstoffe. Ebenso ist die Osmiumreaktion auf Fett durchaus nicht eindeutig. Jedenfalls bedürfen die diesbezüglich von Porsch gemachten Angaben noch einer genauen Nachuntersuchung. Einstweilen gehen wir von der Annahme aus, daß wir es hier mit Absonderungen von Fett und Eiweiß in eigenen Drüsen-

[1]) Porsch, l. c. No. 5. pag. 166 ff.
[2]) Darwin, l. c. 1878. pag. 68 u. a. O.
[3]) Crüger, Journal Linn. Soc. Botany. Vol. VIII. 1864. pag. 130.

haaren zu tun haben. Wir können das um so leichter tun, als der histologische Bau dieser Organe einwandfrei beschrieben wurde. und mit Rücksicht darauf, sowie auch wegen des Mangels an Blütenhonig die biologische Bedeutung dieser Organe zwanglos erklärt werden kann. Vor allem aber bin ich durchaus nicht der Ansicht, daß Fett und Eiweißkörper als Ersatz für Blütenhonig den Insekten geboten werden können; denn bei dieser Annahme würden ja diese *Orchideen* im Kampf ums Dasein gegenüber den honigtragenden Arten stark im Nachteil sein, um so mehr, als ja der Pollen an und für sich schon Fette und Eiweißkörper enthält. Vielmehr ist die Bedeutung der Futterhaare als Anlockungsmittel, abgesehen davon, daß sie ein wichtiges Nahrungsmittel für gewisse Insekten abgeben, auch darin zu suchen, daß sie den nur in einem einzigen Staubgefäße vorfindlichen und in seiner Gänze für die Befruchtung notwendigen Pollen vor den Angriffen pollenfressender Insekten schützen, indem diese Organe gerade diejenigen Stoffe produzieren, die sonst den Pollensäcken entnommen werden müßten. Auf diese Weise erklärt sich auch, warum speziell bei den *Orchideen* Futterhaare als Anlockungsmittel vorkommen. Es ist überhaupt anzunehmen, daß Futterhaare ausschließlich bei pollenarmen[1]) Blumen vorkommen. Auch das bei *Ornithidium divaricatum* Barb. Rodr. vorkommende Blütenwachs hat, wie auch schon früher erwähnt, eine ähnliche Bedeutung, indem gewisse Insekten das von Blättern, Knospen oder wachsreichem Pollen herrührende Blütenwachs hier direkt in auffälliger Form vorfinden, und zwar so, daß die ziemlich wachsreichen klebrigen Pollensäcke einigermaßen geschützt sind. Betrachten wir nun auch noch die übrigen bisher bekannt gewordenen Anlockungsmittel, wie z. B. die bei *Cassia fistula* L. vorkommenden Beköstigungsantheren oder die bei *Freycinetia strobilacea* Kl. zur Ausbildung gelangenden kolbenartigen Beköstigungskörper u. s. w., so können wir mit Rücksicht auf die Blütenbeschaffenheit, es handelt sich ausschließlich um pollenärmere Blumen, ebenfalls die Behauptung aufstellen, daß alle diese vereinzelt vorkommenden Anlockungsmittel immer eine doppelte biologische Bedeutung haben, nämlich, nicht nur Insekten anzulocken, sondern auch edle. zur Befruchtung unentbehrliche Organe vor etwaigen Angriffen zu schützen.

Auf Grund unserer Anschauungen lassen sich die verschiedenen Anlockungsmittel folgendermaßen kurz charakterisieren, nämlich als Anlockungsmittel, die auf den Gesichts- und Geruchssinn gewisser Tiere wirken (fernwirkende Anlockungsmittel). Hierher gehören Blütenfarbe und Blütenduft, diese finden sich meist bei solchen Pflanzen, die in Gesellschaft anderer sie überwachsender oder überwuchernder Pflanzen vegetieren. Es erscheinen dann diese Anlockungsmittel sehr auffallend. In den überwiegend

[1]) Die Bezeichnung pollenarm ist im biologischen Sinne zu nehmen; es kommt hier nicht auf die Menge des Pollens, sondern auf die Verwertung zur Befruchtung an.

meisten Fällen finden sich aber außerdem noch andere vornehmlich auf den Geschmacksinn wirkende Anlockungsmittel (nahwirkende Anlockungsmittel), und zwar entweder solche, die unter den Insektenblütlern allgemein verbreitet sind, und in reichlicher Menge wichtige Nahrungsmittel zur Verfügung stellen (normale Anlockungsmittel), nämlich Blütenhonig und gewöhnlicher Pollen, oder es finden sich immer nur vereinzelt[1]) einige Anlockungsmittel, die aber nicht nur die Aufgabe haben, Insekten oder andere Tiere anzulocken, sondern auch meist gewissermaßen als Schutzorgane dienen (abnormale Anlockungsmittel). Hierher gehören Futterhaare, Blütenwachs, Beköstigungsantheren, Beköstigungskörper u. s. w. Es ist jedenfalls auch klar, daß das Vorkommen bestimmter Anlockungsmittel mit der Höhe der Organisation der betreffenden Pflanze zusammenhängt, und man kann es gewiß als ein Zeichen höherer Ausbildung betrachten, wenn z. B. statt einem einzigen Anlockungsmittel mehrere (Farbe und Honig) auf einer Blüte vorkommen, oder ganz bestimmte Stoffe, die gerade für eine zur Vermittlung der Befruchtung besonders geeignete Insektengruppe (Apiden) außerordentlich wichtig sind, erzeugt werden, und tatsächlich gehören die Honigblütler unter den Angiospermen fast ausschließlich zu den höchst entwickelten Pflanzen. Hiermit glaube ich, soweit ich Einblick in die Sache habe, die mir gestellte Aufgabe erfüllt zu haben, die einerseits darin bestand, einige in neuerer Zeit in die Blütenbiologie eingeschleppte Irrtümer zu beseitigen, andererseits aber auch einige Beiträge zu bringen, die in mancher Hinsicht für die blütenbiologische Forschung von einiger Bedeutung sein dürften. Wenn vielleicht manches von dem Gesagten noch nicht ausreichend begründet erscheinen sollte, so mag das wohl auf die Schwierigkeiten zurückzuführen sein, die sich der Beobachtung und Untersuchung entgegenstellten, ich bin aber der Ansicht, daß sich manche meiner Anschauungen späterhin als richtig erweisen werden, und ich hoffe selbst, noch in dieser Hinsicht einiges beitragen zu können. Schließlich möge es mir noch gestattet sein, Herrn Professor Rudolf Böhm für seine wertvollen Winke in Bezug auf den chemischen Teil meiner Arbeit meinen besten Dank auszudrücken.

Figurenerklärung.

Fig. 1A: Blüte von vorn, Fig. 1B: von der Seite (eine Sepale entfernt). *So* oberes Sepalum, *Ss* seitliches Sepalum. *P* Petalen, *L* Labellum, *G* Gynostemium, *C* Callus, *W* Wachssekret.

Fig. 2A: Einzelne Sekretzellen (stark vergrößert) nach Entfernung des Wachses durch Alkohol. Fig. 2B: Gruppe von Sekretzellen mit Wachsinkrustation in Lösung während des Zusatzes von Alkohol. *H* Membran, *K* Kern.

[1]) D. h. nur bei bestimmten Pflanzengruppen (*Orchideen*) und ganz wenigen Arten anderer Gruppen vorkommende Anlockungsmittel.

W Wachssekret, *P* Protoplast, *M* Mesophyll des Labellum (frische Präparate eingelegt in Alkohol und Glyzerin).

Fig. 3 A: Wachssekret (bei starker Vergrößerung, Sekretzellen mit Kalilauge entfernt). Fig. 3 B: Epithel mit Wachssekret (bei schwacher Vergrößerung). *W* Wachssekret, *Z* Sekretzellen (frische Schnitte).

Fig. 4: Honigtrichome aus der Blumenkrone vom *Symphytum tuberosum* L. A: einzelne Trichome (stark vergrößert). B: Gruppe von Trichomen (schematisch). *H* Membran, *K* Kern, *Z* Zuckerkristalle, *M* Mesophyll (frische Schnitte).

Über den Einfluss der elektrischen Ströme auf die Kohlensäureassimilation der Wasserpflanzen.

Von

Alexander Koltoński
aus Grabow (Russ.-Polen).

Mit 4 graphischen Darstellungen und 4 Zeichnungen im Text.

Geschichtliches.[1])

Der Einfluß der Elektrizität auf das Pflanzenleben bildet seit anderthalb Jahrhunderten den Gegenstand der Forschung.

Die ersten Untersuchungen auf diesem Gebiete sind geknüpft an die Namen: — Meinbray, Nollet, Bertholon, Humphry-Davy, Humboldt, Wollaston. — Diese Forscher stellten fest, daß die Elektrizität unter bestimmten Bedingungen die Keimung der Samen befördert und das Wachstum der Pflanzen beschleunigt.

1843 erschien die höchst interessante Arbeit des Wiener Botanikers Franz Unger[2]) über „Die Pflanze im Momente der Tierwerdung." In dieser Schrift, welche in Form von Briefen veröffentlicht ist, behandelt er das Leben von *Vaucheria clavata* in allen seinen Erscheinungen und unter Einwirkung verschiedener Einflüsse. Einer der Briefe behandelt die Einwirkung der Elektrizität auf das Leben der Schwärmspore und stellt eine Erscheinung fest, die Verworn später mit dem Namen Galvanotaxis belegt hat.

Es scheint mir hier auch die richtige Stelle zu sein, die Tatsache festzustellen, daß Unger und nicht Hermann — wie es Verworn[3]) angibt — der Erste war, der sich mit den Problemen der Galvanotaxis lebendiger Organismen beschäftigte. Schon 50 Jahre vor Hermann hat Unger die Erscheinung der Galvanotaxis an *Stentor niger*, einer bekannten Infusorie, studiert und beobachtet. „Bei einer genügenden Stromintensität sah man das herr-

[1]) Einige von diesen hier angegebenen geschichtlichen Daten habe ich der historischen Skizze von M. C. Grady in „Le petit Temps" vom 25. Januar 1895 entnommen.

[2]) Unger, J., Die Pflanze im Momente der Tierwerdung. Wien 1843.

[3]) Verworn, Allgemeine Physiologie. 1903. S. 486.

liche Schauspiel der in Bogenzügen herbeieilenden Tierchen. Es war unstreitig die Kurve einer Ellipse, von deren Brennpunkte aus sich die Macht des kontraktiven Poles verbreitete; ja sie schienen vielmehr durch eine unsichtbare Kraft dahin geleitet zu werden, aber kein einziges wählte den kürzesten Weg."[1])

Im Jahre 1846 studierten Sheppard und Forster in England, etwas später Hubeck und Fichtner in Deutschland, den Einfluß der dynamischen Elektrizität auf die Futterpflanzen, und fanden dabei, daß jene die Ernte von 13 auf 27 % steigern kann.

Im Jahre 1876 hat Wilhelm Velten[2]) seine interessanten Versuche über die Einwirkung strömender Elektrizität auf das Protoplasma und seine Bewegung angestellt.

Sie wurden veranlaßt durch die Vermutung, daß die Protoplasmaströmung auf elektrischen Vorgängen im Protoplasma beruhe — eine Vermutung, welche durch die älteren Versuche Dutrochet's und Becquerel's nicht bestätigt wurde — und führten zur Aufstellung folgender Hypothese: „Die Ursache der Protoplasmabewegung ist in elektrischen Strömen, die der lebende Zellinhalt selbst erzeugt, zu suchen."

Von dem Gedanken ausgehend, daß der wachstumhindernde Einfluß der Bäume auf die niederen Pflanzen des Waldes außer von den Beleuchtungsverhältnissen auch von der Verteilung der atmosphärischen Elektrizität bedingt ist, ging 1878 L. Grandeau[3]) an seine Versuche über den Einfluß der atmosphärischen Elektrizität auf die Ernährung der Pflanzen, und fand, daß jene einen sehr beträchtlichen Einfluß auf die Ernährung ausübt. Berthelot[4]) fügt dieser Mitteilung die Bemerkung hinzu, daß er auf die Bedeutung der atmosphärischen Elektrizität für das Pflanzenwachstum bereits aufmerksam gemacht habe, indem er nachwies, daß unter dem Einflusse der Elektrizität die Aufnahme von Stickstoff durch organische Körper stattfindet.

Nach diesen bahnbrechenden Arbeiten hat sich die Zahl derselben mit der Zeit sehr vergrößert, doch haben die Forscher ihr Augenmerk nicht gleichmäßig auf alle Erscheinungen des Pflanzenlebens gelenkt. Von mehr praktischen Gesichtspunkten ausgehend, studierten sie vielmehr solche Wirkungen der Elektrizität, welche den Ertrag der Aussaat vermehren konnten, d. h. ihren Einfluß auf Keimung und Wachstum. Eine der wichtigsten Arbeiten nach dieser Richtung ist die von Selim Lemström[5]), in der er Folgendes bemerkt: „Man muß nicht vergessen, daß bisher die Elektrizität als eine Sache von gar keiner oder geringer Bedeutung für das verwickelte Leben der Pflanzen angesehen wurde. Man erwartete daher von ihr keine größere Wirkung. Aus der weiteren Darstellung wird indessen hervorgehen, daß diese Auf-

[1]) Unger, l. c. S. 71.

[2]) Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. April 1876. Bd. 73. Oktober 1876. Bd. 74.

[3]) Compt. rend. T. 87. p. 60, 265.

[4]) Compt. rend. T. 87. p. 92.

[5]) Lemström, Selim, Elektrokultur. Berlin (W. Junk) 1902. S. 7.

fassung einer Richtigstellung bedarf, und daß der elektrische Strom in der Atmosphäre zu den wichtigeren Faktoren des Pflanzenlebens gezählt werden muß."

Nur wenige Forscher beschäftigten sich mit den anderen Phänomenen des pflanzlichen Lebens, obgleich sie wissenschaftlich nicht minder interessant zu sein scheinen.

Als eines der vernachlässigten Gebiete können wir die Assimilation der Kohlensäure bezeichnen. Den Einfluß der Elektrizität auf dieselbe haben bis jetzt — meines Wissens — nur zwei Forscher untersucht, der Franzose Thouvenin[1]) — dessen Arbeit „De l'influence des courants électriques continus sur la décomposition de l'acide carbonique chez les végéteaux aquatiques" im Jahre 1906 erschienen ist — und der Italiener Pollacci, welcher einige Studien über diesen Gegenstand in italienischer Sprache publizierte. In Deutschland ist über dieses Thema bisher nicht gearbeitet worden.

Angeregt durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. Kny in Berlin, der mir in zuvorkommendster Weise die Mittel des Instituts zur Verfügung gestellt hat und mit gutem Rat und Hilfe die Ausführung meiner Arbeit ermöglichte, beabsichtige ich, einige weitere Beiträge zu diesem Thema zu liefern.

Allgemeines über die Assimilation von Kohlensäure.

Es ist bekannt, daß die chlorophyllführenden Pflanzenteile die Fähigkeit besitzen, mit Hilfe der Energie der Lichtstrahlen organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser unter Entbindung von Sauerstoff zu erzeugen.

Die Menge des durch die Pflanze ausgeschiedenen Sauerstoffs entspricht annähernd der Menge der durch dieselbe zerlegten Kohlensäure und kann als Maß der Energie, mit welcher die Zerlegung vor sich geht, dienen.

Setzt man den Zweig einer submersen Wasserpflanze der Einwirkung der Lichtstrahlen aus, so entwickeln sich alsbald an der Schnittfläche sauerstoffreiche Gasblasen. Eine quantitative Gehaltsbestimmung des Sauerstoffs in dem ausgeschiedenen und aufgefangenen Gase könnte uns über die Energie der Zerlegung der Kohlensäure durch die betreffende Pflanze einen sicheren Aufschluß geben.

Wir verfügen aber über eine bequemere Methode der Messung dieser Energie, welche für unsere Zwecke von genügender Genauigkeit ist.

Ist der Zweig einer Wasserpflanze gut abgeschnitten und die Lichtquelle konstant, so ist auch die Blasenzahl pro Zeiteinheit konstant, und die Anzahl der aus sauerstoffreicher Luft bestehenden Gasblasen läßt ein annähernd richtiges Maß für die Energie gewinnen, mit der die grünen Pflanzenteile assimilieren.[2])

[1]) Revue génér. de Botan. T. 8. 1896.

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 1897. Bd. 1. S. 291. 315. — Detmer. Das Pflanzenphysiologische Praktikum. 1895. S. 113.

Es ist bekannt, daß durch verschiedene Einflüsse die Assimilationsenergie geändert wird, und durch die Anzahl der Blasen leicht zu messen ist. Dieser Methode kann man sich daher auch bedienen, wenn man den Einfluß des elektrischen Stromes auf die Assimilation feststellen will.

Man darf dabei nicht vergessen, daß sich bei Einwirkung der Lichtstrahlen in den chlorophyllführenden Pflanzenteilen neben der Kohlensäureassimilation ununterbrochen auch die Atmung als eine unentbehrliche Funktion des Pflanzenlebens vollzieht, und daß sich nach außen nur die Resultierende aus diesen beiden Erscheinungen äußert und gemessen werden kann.

Es müßte daher eigentlich dem Studium über die Einwirkung des elektrischen Stromes auf die Kohlensäureassimilation ein solches über die Einwirkung desselben auf die Pflanzenatmung vorausgehen. Doch mußte ich hierauf wegen mancher dabei auftretenden Schwierigkeiten vorläufig verzichten.

Wenn man bedenkt, in welchem Maße bei guter Beleuchtung die Energie der Kohlensäureassimilation der Pflanzen die Atmung derselben übertrifft, so wird man zugeben, daß der durch die Nichtberücksichtung der letztern begangene Fehler wahrscheinlich nicht zu groß sein wird.

Untersuchungen von Thouvenin und Pollacci.

Wie schon oben bemerkt wurde, blieb bis noch vor Kurzem der Einfluß der Elektrizität auf die photosynthetischen Wirkungen des Chlorophylls von den Forschern ganz unbeachtet, und der Arbeit von Thouvenin[1]) gehört der Verdienst, hier bahnbrechend geworden zu sein.

Er unterzog seinen Untersuchungen einige Wasserpflanzen und beobachtete die Zahl der Gasblasen, welche von denselben beim Durchschicken eines elektrischen Gleichstromes durch ihren Körper ausgeschieden wurden.

Seine Versuchsanordnung war sehr einfach und bestand in Folgendem: Ein etwa anderthalb Liter fassendes Glasgefäß wurde mit gewöhnlichem Wasser gefüllt, dem etwas Selterser Wasser beigemischt war. Die Öffnung dieses Gefäßes verschloß ein Korkstöpsel, durch dessen Mitte eine kleine Eisenbüchse gezogen war. Im Boden der letzteren befand sich eine kleine Öffnung, in die mittelst eines durchgebohrten Kautschukstopfens ein Glasröhrchen eingepaßt war.

Das der Untersuchung unterworfene Sproßende einer Wasserpflanze wurde mit der Spitze nach unten und mit der Basis nach oben in das Glasgefäß auf die Weise hineingebracht, daß der der Basis naheliegende Teil der Pflanze durch das Glasröhrchen durchgesteckt und an diesem mit etwas Guttapercha festgehalten wurde. So befand sich ein Teil des Zweiges in der Eisenbüchse, die mit demselben Wasser wie das Hauptgefäß gefüllt war.

[1]) Thouvenin, l. c. p. 493—451.

Über die abgeschnittene Fläche des Zweiges wurde ein voll mit Wasser gefülltes Reagenzrohr gestellt, welches die sich bei der Assimilation entwickelnden Gasblasen zu zählen erlaubte, da dieses sonst durch die gasförmigen Produkte der elektrolytischen Zersetzung des Wassers erschwert würde.

Außerdem befand sich noch in dem Korkstopfen ein kleines Glasröhrchen, welches den Austritt der bei der Elektrolyse des Wassers sich bildenden Gase gestattete.

Um durch die zu untersuchenden Pflanzen den elektrischen Strom durchschicken zu können, werden durch den das Glasgefäß schließenden Stopfen zwei durch Guttapercha isolierte, kupferne Drähte gezogen, welche mit den beiden Polen einer galvanischen Batterie verbunden waren. Die beiden anderen entblößten Enden der Kupferdrähte, die sich in dem Wasser des Untersuchungsgefäßes selbst befanden, klemmten die Pflanze in der Nähe ihrer beiden Enden so ein, daß hier ein Kontakt hergestellt wurde, so daß durch Schließen und Öffnen eines Schalters die Pflanze der Wirkung des Stromes ausgesetzt oder demselben entzogen werden konnte.

Damit die Lichtintensität bei allen Versuchen dieselbe bliebe, wurden diese stets bei völlig wolkenlosem Himmel ausgeführt.

Die Untersuchung bestand darin, daß während einiger Minuten durch die Pflanze ein kontinuierlicher elektrischer Strom durchgeschickt wurde, und die Zahl der sich dabei in einer gewählten Zeiteinheit entwickelnden Gasblasen gezählt wurde. Nachher wurde der Strom auf einige Minuten unterbrochen und die sich jetzt in derselben Zeiteinheit entwickelnden Blasen für sich gezählt. Dasselbe wurde während einer gewissen Zeit wiederholt und auf diese Weise die Zahlen erhalten. Der Verlauf des Versuches wurde durch eine Kurve graphisch veranschaulicht.

Außerdem wurden einige Versuche ausgeführt, bei welchen die Gasmenge, die in einer gegebenen Zeitperiode von der Pflanze entwickelt war, gemessen wurde, und zwar so, daß man über die abgeschnittene Pflanzenbasis nebeneinander zwei mit Wasser gefüllte Reagenzgläser stellte, das eine, wenn die Pflanze elektrisiert, das zweite, wenn sie es nicht war. Ein Tropfen ganz reinen Petroleums, eingeführt in die mit Wasser gefüllten Reagenzgläser, trennte dasselbe von dem sich über ihm aufsammelnden Gase und verhinderte seine Diffusion.

Das Hauptergebnis der Thouvenin'schen Versuche bestand darin, daß der elektrische Gleichstrom die Assimilation des Kohlenstoffes bei den Wasserpflanzen befördert, indem er die Zerlegung der Kohlensäure beschleunigt. Dabei bemerkt Thouvenin noch, daß hier offenbar ein Intensitätsoptimum vorhanden sein muß, nach dessen Überschreiten die Ströme der Pflanze schädlich werden, daß dieses Optimum aber nicht allein für jede Gattung, sondern für jedes Individuum derselben Gattung verschieden ist.

Zu diesem Hauptergebnisse kam dieser Forscher durch die

Beobachtungen, die er bei seinen Versuchen machte, und die sich folgendermaßen darstellen:

Sofort nach dem Durchlassen des elektrischen Stromes stieg die von der Pflanze pro Zeiteinheit entwickelte Blasenzahl und erreichte schnell ein Maximum, auf dem sie sich hielt.

Nachdem der Strom unterbrochen wurde, fiel die Blasenzahl langsam und erreichte allmählich die Größe, die sie vor dem Versuche besaß. Doch konnte hier die ursprüngliche Blasenzahl nicht immer erreicht werden, was durch die Assimilation begünstigende, bekannte Ursachen — unter anderen Erwärmung des Wassers — verursacht war.

Weiter zeigte sich, daß die Ströme die Zerlegung der Kohlensäure um so mehr begünstigten, je größer ihre Intensität war.

Die Richtung der durch die Pflanze durchgehenden Ströme war bei mehreren Versuchen ganz ohne Einfluß auf die dabei eintretenden Erscheinungen. Doch wurde bei einigen *Elodea*-Pflanzen bemerkt, daß der Strom, wenn er von der Spitze den Zweig zur Basis durchlief, keine Beschleunigung der Kohlensäureassimilation hervorrief, dagegen seine Einwirkung eine merkliche war, wenn derselbe in entgegengesetzter Richtung die Pflanze durchströmte. Durch anatomische Untersuchungen konnte Thouvenin diese Anomalie nicht erklären.

Aus den Versuchen, bei welchen die durch die Pflanzen entwickelten Gasmengen gemessen wurden, konnte festgestellt werden, daß, während man eine Wasserpflanze elektrisierte, das Volumen des durch sie ausgeschiedenen Gases und die darin enthaltene Sauerstoffmenge größer war, als die während der Zeit, in der die Pflanze nicht elektrisiert wurde.

Der Unterschied zwischen den Gasmengen in diesen beiden Fällen stand aber bei verschiedenen Pflanzen in keinem bestimmten Verhältnisse zu den Stromintensitäten. Mehrere Versuche mit einer und derselben Pflanze vorzunehmen, war aber unmöglich, da diese durch das Experimentieren ermüdet wurde und sich für weitere Untersuchungen unbrauchbar erwies. Außerdem kamen bei verschiedenen Exemplaren derselben Pflanzengattung mehrere Verhältnisse, unter anderen ihr Alter und ihr Gesundheitszustand in Betracht, welche die Einwirkung des elektrischen Stromes auf verschiedene Weise regeln könnten.

Schickte man durch einen etwa 10 cm langen *Elodea*-Zweig einen elektrischen Strom, der durch fünf hintereinander geschaltete Daniels Elemente geliefert wurde, so war der Widerstand des Versuchsobjektes ein so enormer, daß die gemessene Stromintensität kaum die Größe von einigen Tausendsteln Ampère überschritt. Wenn man dann die Elektroden allein, unter Beibehaltung des Abstandes zwischen ihren Enden, aber ohne die Pflanze, in das Versuchsgefäß hineinbrachte und den elektrischen Strom durchschickte, so zeigte das Ampèremeter fast dieselbe Stromintensität wie bei der Anwesenheit der Pflanze. Daraus schloß Thouvenin, daß die durch die Pflanze selbst hindurchgehende Elektrizitätsmenge eine höchst geringe sein muß. Indem man aber die Stellen, an

welchen die Versuchspflanze durch die Poldrähte eingeklemmt war, mit Guttapercha isoliert und jene also nur von elektrischen Strömen umringt läßt, so ließ sich dann keine Einwirkung dieser Ströme auf die Assimilation der Kohlensäure feststellen. Dies führte zu der Annahme, daß eine Vergrößerung der Assimilationsenergie dann erreicht wird, wenn die Pflanze nicht allein von den Strömen umgeben wird, sondern wenn ein Teil derselben durch diese selbst hindurchgeht.

Thouvenin erkannte, daß zwei wichtige Einwände gegen seine Resultate gemacht werden konnten. Die Vergrößerung der Blasenzahl während des Elektrisierens der Pflanze könnte durch rein physikalische Wirkung des Stromes hervorgerufen werden.

1° entweder durch Elektrolyse des in der Pflanze enthaltenen Wassers,

2° oder durch Zersetzung der in diesem Wasser, in der Form von H_2CO_3 aufgelösten Kohlensäure ($H_2CO_3 = CO_2 + O + H_2$),

in beiden Fällen wird Sauerstoff in Freiheit gesetzt.

Um aber zu zeigen, daß die Wirkung des elektrischen Stromes bei seinen Untersuchungen eine physiologische war, brachte Thouvenin die Tätigkeit des Chlorophylls zum Stillstand, indem er dem Wasser, in welchem die Pflanze untersucht wurde, etwas Chloroform zusetzte. Dabei konnte man beobachten, daß bei der Anästhesierung zuerst eine sehr kurze Steigerung der Assimilationsenergie zustande kam, gleich darauf aber sich die Zerlegung der Kohlensäure verlangsamte, und am Ende einer bestimmten Zeitperiode — etwa eine Viertelstunde — keine Gasentwicklung bemerkbar war. Mit Erreichung der Anästhesie entwickelte sich aus ihrer Schnittfläche, auch beim Durchlassen des elektrischen Stromes durch die Pflanze, keine Gasblase.

Man konnte die Wirkung des Stromes bei solchen Pflanzen wieder hervorrufen, wenn man sie auf bestimmte Zeit in frisches Wasser brachte. Dies gelang aber selten, besonders wenn die Pflanze stark chloroformiert war. Nun meint Thouvenin, wenn auch dabei der Tod der Pflanze hervorgerufen wird, müßte, wenn die Wirkung des Stromes eine rein physikalisch-chemische wäre, die Einwirkung dieser Ströme auch bei den toten Pflanzen zum Vorschein kommen, sogar in höherem Maße, da der Tod, besonders in den ersten Momenten, die Permeabilität der Membran nicht ändert, das tote Protoplasma dabei aber noch durchdringbarer wird.

Wie auch Pollacci[1]) mit Recht bemerkt, scheint diese Erklärung doch nicht so sehr überzeugend zu sein, denn die Beifügung eines so stark wirkenden chemischen Reagenzes wie Chloroform, ruft nicht allein die Anästhesierung der Pflanze hervor, sondern verhindert oder zerstört auch den Mechanismus der den Pflanzenkörper zusammensetzenden chemischen Kombinationen.

[1]) Pollacci, Gino, Estratto dal Bulletino della Societa italiana d. Sc. di Firenze del 12 Marzo 1905. p. 95.

Was noch überhaupt über die Thouvenin'sche Arbeit zu sagen ist, ergibt sich aus dem Weiteren.

Vor allem ist die von ihm vorgenommene Messung bezw. Analyse der sich bei der Assimilation entwickelnden Gase zu verwerfen. Denn bei seiner Versuchsanordnung ist es ausgeschlossen, daß in dem mit Wasser vollgefüllten und über die Basis der Versuchspflanze gestellten Reagenzglase sich eben nur die gasförmigen Assimilationsprodukte aufsammeln, ein Teil von ihnen macht aber, ohne Zweifel, stets die durch den elektrischen Strom erzeugten Gase aus.

Dadurch wird vielleicht auch die von Thouvenin unerklärte Tatsache verständlich, welche darin bestand, daß den gasförmigen Assimilationsprodukten der elektrisierten Pflanzen gewöhnlich etwas Kohlensäure beigemischt war, welche durch elektrolytische Zersetzung der im Wasser in der Form von H_2CO_3 aufgelösten Kohlensäure entstehen konnte.

Damit die Lichtintensitäten bei den verschiedenen Versuchen dieselben blieben, mußten sie stets bei völlig wolkenlosem Himmel ausgeführt werden. Daher konnte auch die Dauer derselben immer nur eine sehr geringe sein. Da aber im Allgemeinen die Zahl solcher Tage im Jahre eine nicht sehr bedeutende ist, so konnte auch die Zahl der Versuche keine genügende sein, um die aus ihnen gezogenen Schlüsse, wenn die Resultate auch sehr markant waren und die Zufälligkeit bei ihnen als ausgeschlossen erschien, mit voller Sicherheit zu bekräftigen.

Es ist weiter aus diesen Untersuchungen gar nicht ersichtlich, ob die dazu angewandten Pflanzenindividuen vor dem Versuche eine gleichmäßige Blasenzahl pro Zeiteinheit entwickelten. Aus mehreren Versuchen, die ich angestellt habe, erwies sich, daß sehr oft, wenn auch während der ersten Minuten die Pflanze gleichmäßig assimilierte, dies sich plötzlich änderte. Die zur Untersuchung angewandten Pflanzen müßten daher eine gewisse Zeit vor der Untersuchung auf die Gleichmäßigkeit der von ihr pro Zeiteinheit entwickelnden Gasblasen geprüft werden, was aber bei der Eile der Thouvenin'schen Versuche nicht möglich war.

Die der Untersuchung unterzogenen Pflanzenindividuen befanden sich bei der obigen Versuchsanordnung während der ganzen Versuchsdauer im Wasser, das durch den elektrischen Strom zersetzt war; dabei wurden die Produkte der Elektrolyse nicht fortgeschafft, sondern blieben zum großen Teil in dem Versuchswasser aufgelöst. Dadurch waren für die Pflanzen ganz abnorme Verhältnisse geschaffen, durch die die Assimilationsenergie wesentlich verändert sein konnte.

Da der bei den Versuchen angewandte Strom durch eine aus wenigen Daniel'schen Elementen bestehenden Batterie erhalten wurde, so konnte man nur mit kleinen Spannungen experimentieren, was vielleicht auch die Resultate anders gestaltet hat.

Einiges Bedenken erregt auch die Anwendung der Kupferdrähte der eisernen Blechbüchse und der Zusatz von Selterser

Wasser, das mehr Mineralsalze enthält als das gewöhnliche Leitungswasser, und dadurch besonders noch bei der Elektrolyse abnorme Verhältnisse schafft.

Auch Temperaturänderungen, die bei der Thouvenin'schen Versuchsanordnung eine gewisse Rolle spielen könnten, waren garnicht berücksichtigt, nicht einmal eine Messung derselben vorgenommen. Selbst wenn diese Wirkung keine große war, so könnte sie doch einen gewissen Einfluß auf das Schlußresultat des Versuches ausüben.

Auch die Frage, welche Bedeutung die Stromrichtung bei diesen Versuchen hatte, war nur gelegentlich beantwortet.

Ungeachtet aller dieser kleinen Fehler, die sich bei den ersten Arbeiten gewöhnlich einstellen, muß das Verdienst Thouvenins in hohem Maße gewürdigt werden. Denn trotz der Einfachheit seiner Versuche, gestatteten ihre Resultate einen neuen Einblick in die Natur des pflanzlichen Lebens.

Pollacci[1]) stellte sich die Aufgabe, die Einwirkung des elektrischen Stromes auf die Assimilation der Kohlensäure eingehender zu erforschen, und zwar im Sinne der Ergründung der dabei in der Pflanze erfolgenden inneren Vorgänge. Zu diesem Zwecke bediente er sich auch ganz anderer Methoden.

Eine große Bedeutung besitzen die Arbeiten von Pollacci dadurch, daß er sich in ihnen nicht allein auf die Wasserpflanzen beschränkte, sondern seine Untersuchungen auch auf die in der Luft lebenden erstreckte, um damit die Resultate auf alle assimilierenden Pflanzen verallgemeinern zu können.

Anstatt die Gase zu analysieren, die durch die elektrisierte Pflanze entwickelt wurden, untersuchte Pollacci die ersten faßbaren Verbindungen, die sich bei der Assimilation der Kohlensäure bilden. Dabei wurde das Formaldehyd nicht in Betracht gezogen, da es seiner Unbeständigkeit wegen, die vergleichenden Untersuchungen unsicher oder gar unmöglich machen würde. Statt dessen wurde die Bildung der Stärke beobachtet, was die Experimente im allgemeinen sehr vereinfachte. Denn es ist klar, daß, wenn sich die Stärke, welche sicher ein mittelbares Produkt der Kohlenstoffassimilation ist, in den assimilierenden Organen elektrisierter Pflanzen, die vor dem keine solche enthielten, reichlicher bildet als in den ähnlichen Organen von nicht elektrisierten Pflanzen derselben Gattung, die Assimilationsenergie der ersteren größer als die der anderen ist.

Es waren fünf Methoden[2]), deren sich Pollacci bei den qualitativen und quantitativen Bestimmungen der sich in den Blättern der Versuchspflanzen bildenden Stärke bediente.

1° Die direkte Zählung der durch Jod gefärbten und in den Blättern gebildeten Stärkekörner unter dem Mikroskope.

---

[1]) Pollacci, G., Influenza dell'elettrizita sull' assimilazione clorofilliana. (Estratto dal Bulletino della Societa italiana d. Sc. di Firenze del. 12 Marzo 1905. p. 94—98.)

[2]) Pollacci, G., Sopra i metodi di ricerca quantitativa dell'amido contenuto nei tessuti vegetali. (Estratto dagli Atti del R. Instituto Botanico dell' Università di Pavia. Serie II. Vol. XI.)

Vergleichende Beobachtungen solcher Art sind aber sehr unsicher, dienten daher nur in einigen Fällen, und zwar zur Feststellung der Bildung der Stärke in Pflanzen, die während einer weniger hellen Tageszeit und in einer dunklen Umgebung elektrisiert wurden.

2° Die Methode von Sachs zur Messung der durch die Blätter aus der Atmosphäre absorbierten Kohlenstoffmenge.

Sachs beobachtete in verschiedenen Momenten des Tages die Gewichtsveränderungen von Blättern gleicher Oberfläche. Dieselbe Methode wurde für die Blätter elektrisierter und nichtelektrisierter Pflanzen angewandt. Dabei wurden sie beide gut ausgetrocknet und während der ganzen Operation genau denselben Bedingungen ausgesetzt. Diese Methode hat sehr befriedigende Vergleichsresultate ergeben.

3° Buscalioni und Pollacci[1]) haben in ihrer Arbeit über Antocyanine eine photographische Methode zur Feststellung der gebildeten Stärkemengen in roten und grünen Blätterteilen ausgearbeitet.

Die untersuchten Blätter wurden vorsichtig — um die Auflösung der Stärke zu verhindern — durch Äther oder absuluten Alkohol entfärbt. Die so entfärbten Blätter behandelte man nachher mit Jod, wobei sich die etwa vorhandene Stärke blau färbte.

Die so präparierten Blätter, welche verglichen werden sollten, wurden zwischen zwei durchsichtige Glasplatten gelegt, unter welche man ein mit Silbercitrat bestrichenes, lichtempfindliches Papier ausbreitete und der Wirkung des Sonnenlichtes auf kürzere oder längere Zeit unterwarf. Auf diese Weise konnte nicht allein eine genaue Reproduktion der Blätterformen, sondern auch der verschiedenen Töne der Färbung erhalten werden, und durch ihre Intensität die in den elektrisierten und nichtelektrisierten Blättern enthaltenen Stärkemengen verglichen werden.

4° Die der Untersuchung unterliegenden Blätter wurden zuerst bei 60—70° C. längere Zeit im Wasser erwärmt und filtriert. Das Filtrat enthielt auf die Weise die gesamte Stärkemenge der untersuchteu Blätter in Lösung. Diese letzte gab mit einer mäßigen Jodlösung die charakteristische Färbung. Wurden die gefärbten Lösungen zweier zum Vergleich untersuchten Blätter in den Kolorimeter von Dubosq gebracht, so konnte die größere oder kleinere Menge der Stärke leicht festgestellt werden.

5° Es ist bekannt, daß durch Behandlung mit Salz- oder Schwefelsäure die Stärke in Glukose umgewandelt werden kann.

Auf dies gestützt, wurde die in den untersuchten Blättern enthaltene Stärke verzuckert, und dann durch die gewöhnlichen Reaktionen von Fehling oder Pasteur die Menge des Zuckers festgestellt, von welcher man auf die der Stärke schließen konnte. Bei den Versuchen von Pollacci wurden die Pflanzen dunklen Entladungen, Wechselströmen und Gleichströmen von großer und

[1]) Atti Inst. botan. di Pavia. Vol. VIII. 1903.

kleiner Spannung unterworfen. Er bemerkt, daß, obschon die Zahl der von ihm ausgeführten Versuche eine kleine war, sich ihre Resultate so auffallend gestalteten, daß sie ihm einige wichtige Schlüsse zu ziehen erlaubten.

Es zeigte sich nämlich bei seinen Untersuchungen, daß der elektrische Strom, wenn seine Intensität eine gewisse Grenze nicht überschritt, die Bildung der Stärke in den Blättern begünstigte, woraus man auch schließen konnte, daß sich beim Einwirken des elektrischen Stromes die photosynthetische Wirkung des Chlorophylls steigert.

Weiter zeigte sich, daß diese Begünstigung größer war, wenn die Pflanze der Einwirkung des Gleichstromes unterworfen wurde, und dieser das Innere der Assimilationsorgane direkt durchströmte.

Sehr interessant waren die Versuche, die mit den Pflanzen in der Dunkelheit vorgenommen waren. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß bei der Einwirkung des elektrischen Stromes auf einige Assimilationsorgane sich in denselben auch bei Abwesenheit des Lichtes Stärke bilden konnte, während sich bei denselben Bedingungen in denselben Organen, wenn sie nicht elektrisiert waren, keine solche bildete.

Diese höchst bemerkenswerte Beobachtung legte die Vermutung nahe, daß in bestimmten Fällen und in einigen Funktionen die elektrische Energie wenigstens teilweise diejenige der Sonne ersetzen kann.

Die Feststellung des Optimums der Stromintensität, das auch nach Pollacci eine sehr variable Größe sein muß, hat sich dieser vorbehalten. Versuche hierüber befinden sich im Gange.

Pollacci hat in einer späteren Arbeit[1]) die obigen Methoden selbst einer Kritik unterworfen.

Die lange Praxis zeigte ihm nämlich, daß die zuverlässigste Methode der Stärkebestimmung die Verzuckerungsmethode ist, und zwar eignet sich für diese am besten eine frisch vorbereitete und in genügender Menge angewandte Diastase.

Eine genaue Nachprüfung der in diesen Arbeiten angegebenen Resultate konnte ich vorläufig nicht vornehmen. Ich unterwarf aber sehr viele Pflanzenexemplare der Einwirkung des elektrischen Stromes während mehrerer Stunden im Dunkeln, konnte aber die Bildung der Stärke durch denselben nicht feststellen.

Anordnung eigener Untersuchungen.

Die Arbeit, die ich mir vorgenommen habe, sollte eigentlich eine Erweiterung der Thouvenin'schen Versuche sein. Durch Verbessung der Versuchsmethoden sollten die von jenem Forscher erhaltenen Resultate geprüft, und, falls sie sich als richtig heraus-

[1]) Pollacci, G., Sopra i metodi di ricerca quantitativa dell' amido contenuto nei tessuti vegetali. (Estratto dagli Atti del R. Instituto Botanico dell'Università di Pavia, marzo 1906.)

stellen, tiefer begründet werden. Dies sollte den ersten Teil meiner Arbeit bilden.

Der zweite Teil bestand in Folgendem. Wie schon oben gesagt wurde, schickte Thouvenin stets den elektrischen Strom durch die Pflanze selbst. Es erschien mir aber höchst interessant, zu untersuchen, wie sich der Einfluß des elektrischen Stromes auf die Assimilation äußert, wenn dieser nicht die Pflanze direkt, sondern das Medium, in dem sie untersucht werden, durchströmte.

Das Medium, in dem ich meine Untersuchungspflanzen der Wirkung des elektrischen Stromes aussetzte, war gewöhnliches Leitungswasser, das die zur Assimilation nötige Kohlensäuremenge — festgestellt durch eine grobe Analyse — enthielt. Um aber die bei der Elektrolyse des Wassers entstehenden Zersetzungsprodukte fortschaffen zu können, wurde jenes stets durch neues, das aus der Leitung durch ein bis an den Boden des Versuchsgefäßes reichendes Röhrchen floß, ersetzt. Durch Klemmschrauben konnte dabei die Geschwindigkeit des Wasserstromes nach Belieben reguliert werden.

Zu den Versuchen wurden nur gesunde und unverletzte Pflanzenexemplare verwendet. Die Versuchsobjekte brachte man dabei, an einen Glasstab mittels eines Bindfadens vorsichtig angebunden, in das Wasser.

Die Glasgefäße, die bei den Untersuchungen als Versuchsgefäße bezw. Flüssigkeitswiderstände dienten, hatten eine Größe von 20×9×8,5 cm (Länge × Breite × Höhe). Der Querschnitt des stromdurchflossenen Wassers wurde stets auf 63 qcm gehalten.

Für die Versuche wurde der Gleichstrom der Berliner Elektrizitätswerke verwandt, der nach den Untersuchungen von Blasius und Schweizer[1]) bei physiologischen Experimenten als konstant anzusehen ist, und in einer Spannung von 110 Volt zur Verfügung stand. Da man aus solcher Stromquelle zu jeder Zeit Ströme von beliebiger Intensität entnehmen konnte, erwies sich solche Anordnung des Versuches als höchst zweckmäßig.

Näheres über die Schaltung und Aufstellung der einzelnen Apparate zeigt uns die Skizze Figur 1.

Wie wir aus dieser ersehen können, bestand diese Anordnung aus einem Versuchs- und einem Kontrollapparat, welche beide aus je einem gewöhnlichen Glastroge von den oben angegebenen Dimensionen hergestellt waren. An jeden von ihnen war oben an der Seitenwand ein Ausflußloch für das Leitungswasser hineingebohrt, in welches ein rechtwinklich gebogenes Glasröhrchen hineingepaßt und durch eine Mischung von Wachs und Kollophonium (1:1) befestigt war. Die anderen zu dem Versuchsapparat gehörigen Glaströge (*Wg*) dienten nur als Flüssigkeitswiderstände, deren Zahl, und dadurch auch die Stromstärke, nach Belieben verändert werden konnte.

Um die Versuche von den Veränderungen des Tageslichtes vollständig unabhängig zu gestalten, wurden sie in einer vollkommen

[1]) Blasius und Schweizer, Pflügers Archiv. Bd. 53. 1893. S. 496.

dunklen Kammer ausgeführt und die Beleuchtung der Wasserpflanzen durch eine besonders konstruierte Bogenlampe von Siemens und Halske hergestellt (L).

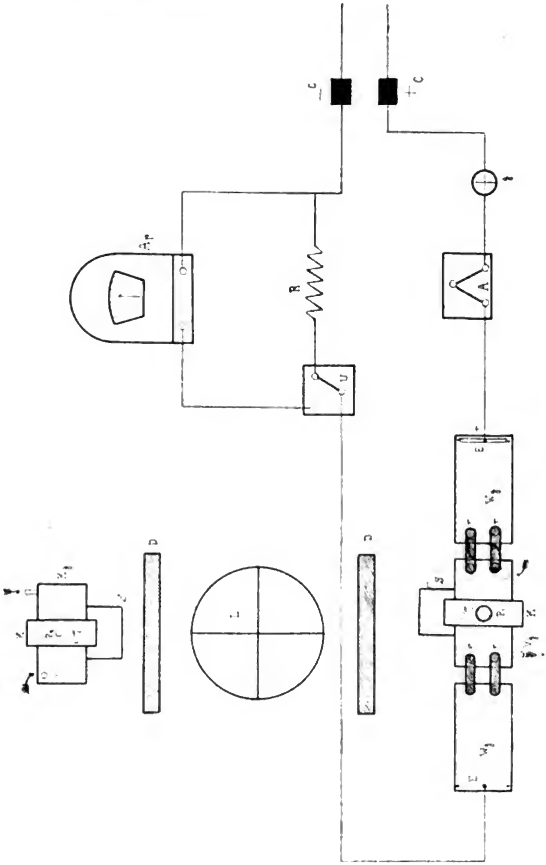


Fig. 1.

Schaltungsskizze.

C Sicherung. L Bogenlampe. G Glühlampe. A Ausschalter. Ap Milli-Ampèrometer (Widerstand = 100 Ohm). R Widerstand von 100 Ohm. U Umschalter. E Kohlenelektroden. Vg Versuchsgefäß. Kg Kontrollgefäß. Wg Regullerwiderstände (Flüssigkeitswiderstände). r Verbindungsröhre. S Planspiegel. D Parallelwandige Gefäße mit Alaunlösung. K Korkplatten. T Thermometer. P_1 Versuchspflanze. P_2 Kontrollpflanze.

Die beiden Apparate waren auf zwei kleinen Tischen aufgestellt, und zwar so, daß sie von der Bogenlampe, die zwischen ihnen hing, gleich entfernt waren.

Die Bogenlampe befand sich in einem Blechgehäuse, das nach zwei gegenüberliegenden, den Tischen zugekehrten Seiten eine große Öffnung hatte, so daß die Versuchs- wie auch die Kontrollpflanze von ihr gleichmäßig beleuchtet wurden.

Um die Pflanzen auch von unten einigermaßen zu beleuchten, war vor das Versuchs- und Kontrollgefäß ein Planspiegel (S) gelegt.

Um die Wärmewirkung der Lichtstrahlen der Bogenlampe nach Möglichkeit zu lindern, wurden auf beiden Tischen, in gleicher Entfernung von jener, je ein parallelwandiges Gefäß (D) mit Alaunlösung aufgestellt, da diese das Vermögen besitzt, die Wärmestrahlen zu absorbieren.

Quer über die Gefäße des Versuchs- und Kontrollapparates waren kleine rechteckige Korkplatten (K) gelegt. Jede von ihnen enthielt zwei Löcher, eins für das Thermometer (T), das zweite für die Befestigung der Pflanzen (P_1 bezw. P_2).

Die Messung der angewandten Ströme geschah vermittelst eines Milliampèremeters (Ap) von Siemens & Halske, das Zehntausendstel Ampère genau abzulesen erlaubte. Wie aus der Schaltungsskizze ersichtlich ist, war dieser Ampèremeter in den Stromkreis so eingeschaltet, daß während des ganzen Versuches der Strom ihn nicht passierte. Durch einen Umschalter (U) konnte aber das Ampèremeter leicht in den Kreis zur Messung des Stromes eingeführt werden. Diese Vorsichtsmaßregel war wegen der Feinheit des angewandten Apparates dringend nötig.

Einfluss des die Pflanzen durchgehenden elektrischen Stromes auf die Assimilation der Kohlensäure.

Um den Einfluß des die Pflanze durchfließenden elektrischen Stromes auf die Kohlensäureassimilation festzustellen, wurde zu jedem Versuche je eine Pflanze in das Versuchsgefäß (Vg) gebracht, und zwar auf folgende Weise:

Ein etwa 7 cm langes Sproßende der zu untersuchenden Pflanze wurde vermittelst eines Bindfadens an einem Glasstabe befestigt. Der letztere war durch einen Gummipfropfen gezogen, der in ein mit Wasser vollgefülltes Reagenzrohr genau paßte. In denselben Gummipfropfen, dicht neben dem Glasstabe, war ein kleines Glasröhrchen geführt, so daß der ebene Teil des Sproßendes durch dieses in das Reagenzrohr mit seiner abgeschnittenen Basis ragte. Diese ganze Anordnung wurde, wie es Figur 2 zeigt, durch eine Korkplatte (K) festgehalten. Um durch die Pflanze den elektrischen Strom durchschicken zu können, wurde diese an zwei Stellen, welche etwa um 6,5 cm voneinander abstanden, durch bloßgelegte Enden zweier durch Guttapercha isolierten Platindrähte eingeklemmt. Durch die anderen, auch bloßgelegten Enden der Drähte wurde die Versuchspflanze in den Stromkreis eingeführt, indem diese mit je einer in Widerstandsgefäßen eingetauchten Kohlenelektrode verbunden wurde.

Was die Elektroden selbst betrifft, so waren die zwei, welche mit den Platindrähten in direkter Verbindung standen, in kleine,

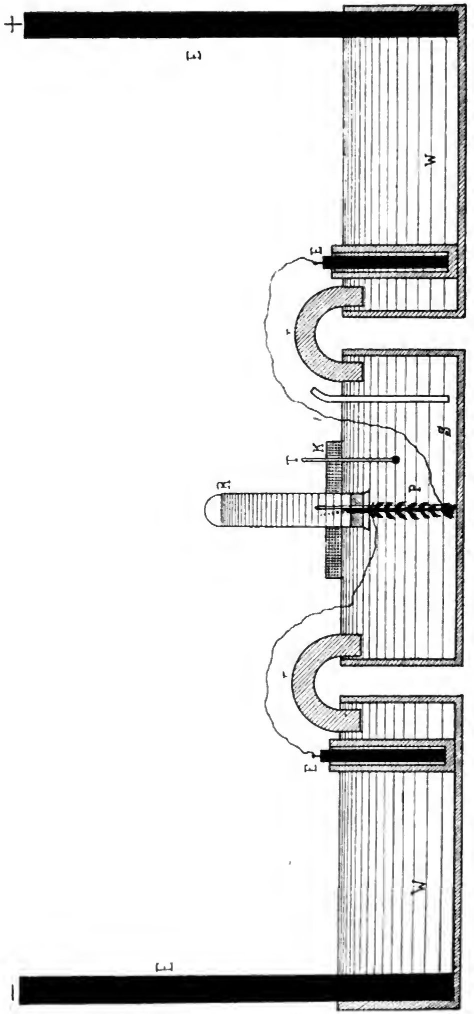


Fig 2

mit demselben Leitungswasser gefüllte Thonzellen getaucht, da sie, bei stärkeren Strömen, in das Versuchsgefäß selbst gestellt sein mußten. Die zwei anderen, welche in die Widerstandsgefäße tauchten, und nur den Versuchsapparat in den Stromkreis einleiteten, waren größere Kohlenplatten (8,5×1,2×28 cm).

Die Elektroden mußten nach jedem Versuche gereinigt werden, da sich die als Kathode benutzte Kohlenplatte nach einiger Dauer der Versuche mit einem weißlich-grauen Überzuge bedeckte, welcher verschiedene Komplikationen des Leitungsvermögens im Versuchsapparate herbeiführen konnte.

Die einzelnen Glasgefäße wurden miteinander vermittelst U-förmiger Glasröhren (*r*) von 30 cm Durchmesser, welche mit 10% festgewordener Gelatinelösung gefüllt waren, leitend verbunden. Da die Gelatinelösung die Wanderung der Ionen verlangsamt[1], so wurde dadurch die Möglichkeit der Fernhaltung der elektrolytischen Zersetzungsprodukte der einzelnen Gefäße von der Pflanze viel größer gemacht.

Je nachdem die Gefäße durch ein oder zwei nebeneinander befindliche U-Röhren verbunden waren, könnte man durch den Versuchsapparat Ströme von verschiedener Intensität schicken. Die Gelatinelösung mußte natürlich nach jedem, bei stärkeren Strömen sogar während derselben Versuche gewechselt werden.

Um die Resultate der Versuche möglichst einwandsfrei zu gestalten, mußte man sich bemühen, verschiedene störende Beeinflussungen, die durch die Schwankungen des spezifischen Leitungsvermögens eintreten konnten, auszuschließen. Die Schwankungen entstehen teilweise durch die Temperaturerhöhung (Erhöhung des Leitungsvermögens), teilweise wieder infolge der elektrolytischen Zersetzungsvorgänge (Herabsetzung des Leitungsvermögens).

Da aber bei unseren Versuchen das Wasser des Versuchsgefäßes ununterbrochen erneuert wurde, so konnte das Leitungsvermögen hier als annähernd konstant angenommen werden, eben aus denselben Gründen auch die Temperatur.

Die Erneuerung des Wassers in den Widerstandsgefäßen durch einen ununterbrochenen Strom stieß auf manche Schwierigkeiten. Daher begnügte ich mich damit, den Wasserwechsel durch Heber nach bestimmten Zeitperioden zu bewirken.

Nach Gassner[2]) nimmt das Leitungsvermögen des Leitungswassers in dem von mir verwandten Glaströgen pro Milliampèrestunde um 0,0625 % (konstante Temperatur vorausgesetzt) ab. Demgemäß angenommen, daß eine Änderung des Leitungswiderstandes bis 5 % ohne Einfluß auf die Versuche ist, konnte die Zeit, nach welcher das Wasser in den Widerstandsgefäßen gewechselt sein mußte, mittels einer einfachen Rechenoperation leicht berechnet werden.

[1]) Noyes, A. A. u. Blanchard, A., Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 36. 1901. p. 1.

[2]) Gassner, Der Galvanotropismus der Wurzel. (Sonderabdruck der Bot. Ztg. Jhrg. 1906. p. 13.)

Die folgende Tabelle[1]) gibt das Resultat dieser Berechnung:

Gesamtstromstärke Milliampere	Notwendiger minimaler Wasserwechsel nach je
50,4	1½ Std.
36	2 „
28,8	2½ „
14,4	5 „
7,2	10 „
3,6	20 „

Was die Messung des Stromes betrifft, so entspricht, wie schon Thouvenin[2]) bemerkte, die am Ampèremeter abgelesene Stromstärke nicht derjenigen, welche durch die Pflanze selbst durchgeht. Es ist nur ein sehr kleiner Bruchteil der durchgeschickten Gesamtelektrizitätsmenge, die durch die Versuchspflanzen hindurchgeht.

Um diesen zu bestimmen, konnte ich keine Mittel finden, und begnügte mich mit der Angabe der Gesamtstromstärke, was uns zwar über die Sache selbst nicht Vieles aussagt, beim Vergleich aber der unter denselben Bedingungen ausgeführten Messungen ein relatives Maß der durch die Pflanze durchgehenden Ströme darstellt.

Daß es nicht genügte, wie es Thouvenin[3]) zeigte, die Steigerung der Assimilationsenergie dadurch hervorzurufen, daß die Versuchspflanze von den elektrischen Strömen nur umhüllt war, konnte ich auch durch eine Reihe von Versuchen, die bei verschiedenen Stromstärken ausgeführt waren, bestätigen.

Da wir zu unseren Versuchen das Licht einer elektrischen Bogenlampe benützten, so war es dringend nötig, stets eine Kontrolle der Gleichmäßigkeit desselben bei der Hand zu haben. Darin bestand eben die Funktion des Kontrollapparates (Fig. 1), dessen Anordnung der des Versuchsapparates genau entsprach. Die Beobachtung der Blasenzahl einer sich in ihm befindenden Kontrollpflanze erlaubte, die etwaigen Veränderungen der Lichtintensität, die für die beiden Apparate stets dieselben waren, festzustellen und bei der Betrachtung der erhaltenen Resultate in Rechnung zu ziehen.

Wenn die Helligkeit der Bogenlampe nach einiger Zeit eine größere wurde, so mußte sich das in der vergrößerten Blasenzahl der Kontrollpflanze pro Zeiteinheit äußern. Bei Verkleinerung der Helligkeit mußte das Entgegengesetzte eintreten. Diese Vergrößerung bezw. Verminderung der Helligkeit mußte aber auch auf die Versuchspflanze ihre Wirkung ausüben. Daher war es

[1]) Gassner, l. c. p. 13.
[2]) Thouvenin, l. c. p. 446.
[3]) Thouvenin, l. c. p. 447.

nötig, die bei der letzten beobachtete Blasenzahl um diejenige zu vermindern bezw. zu vergrößern, um welche die Blasenzahl der Kontrollpflanze gestiegen, bezw. gefallen ist. So z. B. wenn die Blasenzahl der Kontrollpflanze pro Zeiteinheit von 100 auf etwa 115% gestiegen ist, so bedeutet es, alle andere Einwirkungen als unverändert angenommen, daß die Helligkeit der Bogenlampe annähernd auch um etwa 15% gestiegen ist. Ist jetzt, nach Beendigung des Versuches, die Blasenzahl der Versuchspflanze pro Zeiteinheit durch die Einwirkung des elektrischen Stromes von 100 auf 80% gefallen, so beträgt die wahre, durch den Strom hervorgerufene Verminderung der Blasenzahl nicht 20, sondern 20 + 15, also 35%.

Es soll noch bemerkt werden, daß jeder Versuch mit denselben Kohlen ausgeführt wurde, und daß man ihn nicht gleich nach dem Einsetzen derselben begann, da diese anfangs gewöhnlich nicht ganz gleichmäßig brannten.

Die Bogenlampe war beweglich an der Decke der Dunkelkammer befestigt, sodaß man ihre Stellung immer so regulieren konnte, daß unser Auge, die beobachtete Pflanze und der Lichtbogen der Lampe auf einer geraden Linie sich befanden.

Es könnte für unsere Resultate die Richtung des elektrischen Stromes auch von einer großen Bedeutung werden. Daher wurde jener durch manche Pflanzen in der Richtung von der Spitze zur Basis des Sproßendes, durch die anderen in entgegengesetzter Richtung durchgesandt.

Wie schon oben bemerkt wurde, dauerten die Versuche von Thouvenin zu kurz, um aus ihnen über die Bedeutung der Zeitdauer der Stromwirkung auf die Assimilation der Kohlensäure urteilen zu können.

Es ist klar, daß, um einwandsfrei und streng wissenschaftliche Resultate zu erhalten, man bei Untersuchungen solcher Art alle uns zur Verfügung stehenden Methoden anwenden müßte. Für unseren Fall würde das aber eine zu große Zeit in Anspruch nehmen. Daher begnügte ich mich vorläufig mit der ersten von den oben genannten, und zwar mit der Methode des Blasenzählens. Obwohl sie keine absolute Sicherheit bietet, so erschien sie mir doch als die zuverlässigste, weil sie uns die Veränderung der Assimilationsenergie in jedem Momente am anschaulichsten zeigen kann.

Die Beobachtungen dieses Abschnittes waren an *Elodea canadensis* und *Ceratophyllum demersum* angestellt.

Zu jedem Versuche wurden zwei gesunde Pflanzenexemplare ausgewählt, von diesen mit dem Rasiermesser das Sproßende abgeschnitten und auf die oben beschriebene Weise in den Versuchs- bezw. Kontrollapparat hineingebracht [1]).

Nachdem jede von den zu untersuchenden Pflanzen auf die Gleichmäßigkeit der von ihr pro Zeiteinheit (Minute) ausge-

[1]) Da bei allen diesen Versuchen die elektrische Bogenlampe ganz gleichmäßig brannte, so habe ich, der Klarheit wegen, auf die Angaben der Beobachtungen am Kontrollapparate verzichtet. Etwaige kleine Veränderungen wurden natürlich bei der Aufstellung der Tabellen berücksichtigt.

schiedenen Blasenzahl geprüft wurde, ging ich zu dem Experiment selbst über.

Die dabei erhaltenen Resultate sind in den Tabellen I—V und den vier graphischen Zeichnungen niedergelegt. Um aber leicht vergleichbare Zahlen zu erhalten, wurden die bei den Beobachtungen notierten Zahlen immer auf 100 umgerechnet.

Vor allem haben meine Versuche die von Thouvenin festgestellte Tatsache, daß, wenn man durch eine Wasserpflanze einen elektrischen Strom schickt, die von jener pro Zeiteinheit ausgeschiedene Blasenzahl bezw. Assimilationsenergie sofort gesteigert wird, bestätigt.

Nun konnte ich aber noch zeigen, daß diese Erscheinung stets zu Stande kommt, so lange die Pflanze am Leben ist, sowohl wenn sie sich in dem Optimum ihrer Lebenstätigkeit befindet, wie auch wenn sie dem Tode nahe ist.

Bei den vielen Beobachtungen, die ich gemacht habe, wurde die pro Zeiteinheit von der Versuchspflanze ausgeschiedene Blasenzahl beim Durchfließen des elektrischen Stromes nur in sehr wenigen Fällen kleiner, was natürlich auf zufällige Nebenerscheinungen zurückzuführen ist. (Pflanzen: V., VII., XVII., XXIII., XXV., XXX.) Es soll hier aber bemerkt werden, daß dieses sich auf die mittlere, pro Zeiteinheit ausgeschiedene Blasenzahl bezieht, welche während sechs Minuten beobachtet wurde, denn betrachten wir dieselbe während der ersten Minute nach dem Durchlassen des Stromes, so wurde sie auch in diesen Fällen gewöhnlich größer.

In noch wenigeren Fällen wurde die mittlere pro Zeiteinheit ausgeschiedene Blasenzahl beim Ausschalten des Stromes größer (Pflanzen: I., V., XVII).

Betrachten wir aber diese drei Fälle etwas näher, so kann die etwaige, bei ihnen beobachtete Abweichung durch den Umstand erklärt werden, daß vor dem Ausschalten des Stromes diese Pflanzen während längerer Zeit (4 bezw. 10 und 1 Stunde) unter der Einwirkung desselben standen, und das Ausschalten hier als Reiz wirkte, der die Steigerung der Blasenzahl hervorrief.

Trotzdem aber, daß nach jeder einzelnen Einschaltung des elektrischen Stromes die pro Zeiteinheit von der Pflanze ausgeschiedene Blasenzahl stieg, lief doch im Großen und Ganzen seine Wirkung darauf hinaus, daß sie diese Blasenzahl allmählich verminderte und schließlich das Leben der Pflanze zum Stillstande brachte.

Wenn wir zwei Pflanzenindividuen unter denselben Bedingungen der Einwirkung des elektrischen Stromes aussetzen, und zwar nur mit dem Unterschiede, daß die Richtungen, in welchen sie beide der Strom durchfloß, verschieden waren, so hat der durch die Pflanze in der Richtung von der Spitze zur Basis derselben durchflossene Strom, nach derselben Zeit, eine größere Herabdrückung der Assimilationsenergie der betreffenden Pflanze hervorgerufen als derjenige, welcher die andere Pflanze in entgegengesetzter Richtung durchströmte.

Daß dieser Unterschied nach dem ersten Durchlassen des Stromes nicht ganz klar hervortritt, ist wahrscheinlich darin zu suchen, daß in den ersten Momenten die Wirkung des Stromes

auf die Pflanze sich hauptsächlich als Reiz äußert, der auf beide Pflanzen in gleichem Sinne einwirkt und daher annähernd gleiche Resultate hervorruft.

Was die verschiedenen Stromstärken betrifft, welche durch die Pflanzen geschickt waren, so ist Folgendes zu bemerken:

Wie schon oben erwähnt wurde, ging nur ein kleiner Bruchteil der am Ampèremeter gemessenen Ströme durch die Pflanze selbst hindurch. Es ist auch schon bemerkt worden, daß die direkte Messung dieser kleinen Ströme nicht vorgenommen werden konnte, und daß man sich daher mit den am Ampèremeter abgelesenen begnügen mußte.

Es ist selbsverständlich, das beim Durchlassen des elektrischen Stromes durch die Pflanze in dieser höchst komplizierte Vorgänge ausgelöst werden, die sich überdies bei jedem anderen Pflanzenindividuum ganz verschieden gestalten müssen. Desto auffallender erschien mir der Umstand, daß, wenn wir die Unterschiede zwischen den von den Pflanzen pro Zeiteinheit ausgeschiedenen und in Prozenten ausgedrückten mittleren Blasenzahlen, die während gleicher, hintereinander folgenden Zeitperioden, ohne Einwirkung des Stromes und unter Einwirkung derselben beobachtet wurden, vergleichen, jene Reihen von Zahlen darstellen, die sich annähernd gleich sind, wie es die nachfolgende Tabelle zeigt:

Pflanzennummer	Stromstärke in Milliamp.	Unterschiede der mittleren Blasenzahlen in %											
I.	0,5	11.	14.	14.	11.	11.							
II.	„				9.	11.							
III.	2,5					21.	21.						
IV.	„	44.	34.	49.	38.								
V.	4		21.	19.									
VI.	„		21.	24.	11.	8.							
VIII.	6,5		12.	11.	10.	13.	15.	18.	17.				
IX.	„	47.	47.										
X.	„		12.	12.	12.	18.	16.						
XI.	„			7.	10.	8.	7.						
XII.	„	6.	11.	13.	5.	8.							
XIII.	„	5.	8.	10.	11.	9.							
XIV.	8,5			3.	2.	4.	6.	5.					
XV.	„				22.	16.	12.	5.					
XVI.	„		75.	79.	89.								
XVII.	„		63.	76.									
XVIII.	12,5	63.	75.	71.	72.	55.	62.	51.	67.	63.	67.	23.	22.
XIX.	„		68.	67.	65.	50.	47.						
XXIII.	20		20.	15.									
XXV.	„					8.	11.						
XXVI.	45				12.	20.	13.						
XXVIII.	„		4.	4.	9.	0.	4.						
XXIX.	„			20.	21.								
XXX.	„			2.	3.								
XXXI.	50					23.	5.	19.	5.				

Es ist klar, daß die Reihen aus durchweg gleichen Zahlen nicht bestehen können, denn wie aus den Tabellen (I—V) zu ersehen ist, übt der Strom auf die untersuchten Pflanzen noch eine andere Wirkung aus, indem er mit der Zeit die Assimilationsenergie der Kohlensäure herabdrückt.

Und wenn wir für die eben angegebene Tabelle eine Genauigkeit bis sogar auf 10 % beanspruchen müssen, so ist es trotzdem aus ihr ersichtlich, daß hier eine gewisse Gesetzmäßigkeit zum Vorschein kommt, was einen gewissen Anhaltspunkt dafür gibt, daß die primäre Wirkung des elektrischen Stromes hier eine rein physikalische Erscheinung ist.

Nun wurde aber gezeigt, daß die hier hervorgerufene Erscheinung bei getöteten Pflanzen nicht hervorgebracht werden konnte. Ich glaube daher, annehmen zu können, daß bei diesen Untersuchungen der elektrische Strom eine einfache Elektrolyse der bei der Assimilation der Kohlensäure sich intermediär bildenden labilen Verbindungen hervorruft.

Durch diese Annahme kann auch die andere Wirkung des elektrischen Stromes, die sich in der Herabdrückung der Lebenstätigkeit der Versuchspflanzen bei seiner längeren Einwirkung äußert, verständlich werden.

Aus unseren Tabellen (I—V) ersehen wir, daß nach einer bestimmten Zeit die Assimilationstätigkeit der Versuchspflanzen bedeutend herabgedrückt und bei längerer Einwirkung ganz zum Stillstand gebracht wird.

Eine Ausnahme davon bilden die Pflanzen I und III, welche von sehr kleinen Strömen (0.0005—0.0025 Ampère) elektrisiert wurden. Bei der ersten von ihnen, obwohl der elektrische Strom während vier Stunden auf sie einwirkte, änderte sich die von ihr pro Minute ausgeschiedene mittlere Blasenzahl gegen die ursprüngliche garnicht. Wenn wir aber doch die Endblasenzahl mit der am Anfange dieser vier Stunden vergleichen, so sehen wir, daß sie um 11 % kleiner wurde, was bei solch kleiner Stromstärke sehr bemerkenswert ist. Dasselbe kann man von der Pflanze III sagen, bei der nach 30 Minuten bei einer Stromstärke von 0.0025 Ampère die Blasenzahl um 4 % gefallen ist, wenn auch die am Ende des Versuches die von dieser Pflanze ausgeschiedene Blasenzahl gegen dieselbe am Anfange des Versuches um 4 % gestiegen ist.

Von allen von mir untersuchten Pflanzen konnte ich nur drei (I, II und III) am Leben erhalten. Alle anderen Exemplare waren einige Stunden nach Unterbrechung der Stromwirkung, einige schon während derselben, tot. Diese war also negativer Natur. Durch vergleichende anatomische Untersuchungen der Kontroll- und Versuchspflanzen konnte ich im Bau der letzteren keine Veränderungen fesstellen.

Dies alles führte mich zu der Annahme, daß außer der physikalisch-chemischen Wirkung der elektrische Strom hier noch eine sekundäre, physiologische Wirkung ausübt, die darin besteht, daß bei der in der Pflanze hervorgerufenen Elektrolyse für diese giftige Stoffe entstehen, die ihren Tod allmählich hervorrufen.

Betrachten wir nun noch näher die in den Tabellen eingetragenen Resultate, so läßt sich aus ihnen eine gewisse gesetzmäßige Abhängigkeit der Verminderung der Assimilationsenergie von der Zeit, während der die Pflanze elektrisiert wurde, vermuten.

So z. B. bei Pflanze III (Tab. I) drückt der während einer halben Stunde einwirkende elektrische Strom die pro Minute von jener die ausgeschiedene Blasenzahl um 4 % herab. Nach einer Zeitperiode, achtmal größer war, also zwei Stunden dauerte, wurde die Blasenzahl um 42 % herabgedrückt, also um eine Zahl, die etwa zehnmal größer ist. Bei Pflanze XVIII (Tab. III) betrug die Blasenverminderung nach der ersten Stunde 23 %, nach der zweiten 30 %, also ungefähr das Gleiche. Bei Pflanze XIV (Tab. III) nach den ersten 30 Minuten — 19 % nach den nächsten — 15 %. Bei Pflanze XXVIII (Tab. IV) nach den ersten 15 Minuten — 29 %, nach den weiteren 15 Minuten — 27 %. Bei Pflanze XXXI (Tab. V) nach den ersten 15 Minuten — 24 %, nach anderen 15 Minuten — 19 %. Also bei allen vier letztgenannten Pflanzen war die Herabdrückung der Blasenzahl in den gleichen Zeitperioden für dasselbe Exemplar dieselbe.

Wenn man auch in einigen Fällen Abweichungen (Pflanzen: XIX, XVII, IV) davon festgestellt hat, so kann man bei dem verwickelten Komplexe von Erscheinungen, die hier zu Tage treten, doch annehmen, daß die Herabdrückung der Assimilationsenergie der Zeit, während welcher der Strom auf die Pflanze einwirkt, annähernd proportional ist.

Es soll noch einiges über die Bedeutung der Stromstärken bei unseren Versuchen gesagt werden.

Betrachten wir die Wirkung des Stromes nach den ersten sechs Minuten, so ist sie stets positiver Natur. Der elektrische Strom wirkt hier augenscheinlich als Reiz, der die Lebenstätigkeit der Pflanzen erregt. Diese Wirkung des Stromes addiert sich mit seiner physikalisch-chemischen und dadurch wird nach dieser ersten Einwirkung die Blasenzahl bezw. die Assimilationsenergie um so viel erhöht.

Strenge Gesetzmäßigkeiten konnten hier für verschiedene Stromstärken nicht festgestellt werden. Die Wirkung war ganz von der Beschaffenheit der einzelnen Pflanzenindividuen abhängig. Im allgemeinen aber wirkten die stärkeren Ströme auch als starke Reize, und daher waren die von ihnen hervorgerufenen Steigerungen der Assimilationsenergie größer.

Betrachten wir weiter die Pflanzen nach 36 Minuten, d. h. nachdem sie während 18 Minuten der Wirkung des Stromes unterzogen waren, so beobachteten wir, daß bei einer gewissen Stromstärke, die etwa 0.02 Ampère beträgt, die negative Wirkung des Stromes zum Vorschein kommt.

Daß nach dieser Periode die schwächeren Ströme noch einen positiven Einfluß auf die Assimilationsenergie ausüben, ist dadurch zu erklären, daß die Reizwirkung dieser Ströme größer ist, als die negative Einwirkung der sich bei der Elektrolyse bildenden Substanzen.

Verfolgen wir den weiteren Verlauf dieser Untersuchung, so zeigen sie, daß bei verschiedenen Exemplaren zwischen der negativen Wirkung der elektrischen Ströme und ihrer Stärke keine strenge Gesetzmäßigkeit herrscht, daß aber die Depression der Assimilationsenergie im Allgemeinen mit den Stromstärken größer wird.

Ströme unter 0.0025 Ampère, durch die Pflanzen in der Richtung von der Basis zur Spitze durchgeschickt, scheinen von keiner physiologischen Wirkung auf diese zu sein. Die Erscheinungen, die sie hervorrufen, sind höchstwahrscheinlich nur physikalisch-chemischer Natur, die hier weiter auf das Leben der Pflanze keinen Einfluß ausüben.

Nun habe ich noch einige Versuche auf die Weise angestellt, daß ich eine und dieselbe Pflanze verschiedenen Stromstärken unterwarf. Die Resultate einiger solcher Versuche sind in den 4 graphischen Tabellen dargestellt, in welchen im rechtwinklichen Coordinatensystem die Minuten als Abscissen und die zugehörigen, bei den betreffenden Zeitpunkten beobachteten Blasenzahlen als Ordinaten aufgetragen sind.

Diese Darstellungen bestätigen vor allem die Tatsache, daß der durch die lebende Pflanze geschickte elektrische Strom die Assimilationstätigkeit gegen die vorhergehende Periode, in der diese nicht elektrisiert wurde, stets steigert.

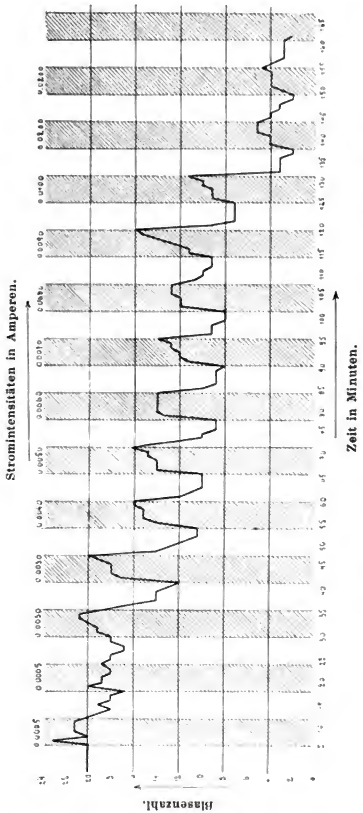
Weiter zeigen sie, daß für die Veränderungen der Assimilationsenergie, bezogen auf die Veränderung der von der Pflanze pro Minute ausgeschiedenen Blasenzahl, zwei charakteristische Kurven vorhanden sind, von welchen eine dem Fall entspricht, wenn die Pflanze in der Richtung von der Basis zur Spitze, die andere, wenn sie in entgegengesetzter Richtung vom Strome durchflossen wird.

Die erste von ihnen zeigt, daß für jede, in der Richtung von der Basis zur Spitze während kurzer Zeitperioden elektrisierte Pflanze ein Maximum der Stromstärke vorhanden ist, bei dem die Steigerung der Assimilationsenergie am größten wird. Von da ab wird sie immer kleiner, bis schließlich die Stromwirkung die assimilatorische Tätigkeit der Pflanze so herabdrückt, daß trotz der jedesmaligen Steigerung der Blasenzahl nach jedem neuen Durchlassen des Stromes diese ihre ursprüngliche Größe auch während der Einwirkung desselben nicht mehr erreichen kann und schließlich auf 0 reduziert wird.

Bis zum Erreichen des Maximums ist die jedesmalige Veränderung der Blasenzahl der Stromstärke annähernd proportional.

Die andere Kurve, welche für die entgegengesetzte Richtung des Stromes charakteristisch ist, zeigt ein etwas anderes Verhalten. Indem sie auch das oben ausgesprochene allgemeine Gesetz der Steigerung der Assimilationsenergie nach jeder neuen Durchleitung des elektrischen Stromes durch die Pflanze bestätigt, gehen die bei dieser Richtung des Stromes hervorgerufenen Veränderungen der Blasenzahl nicht zuerst bis zu einem gewissen Maximum hinauf

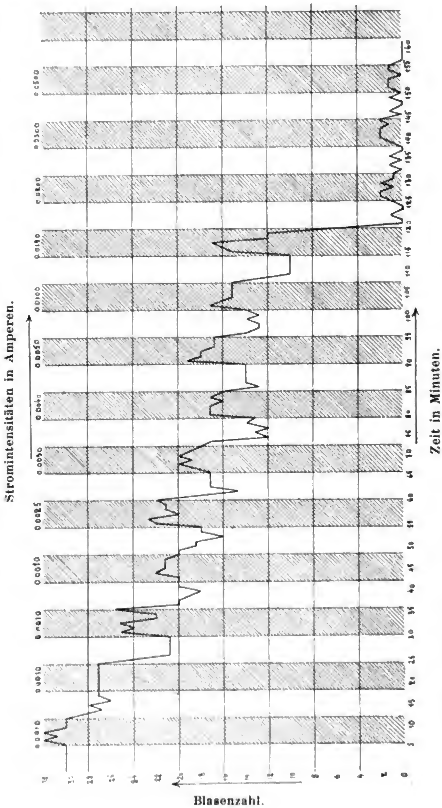
— dann heruntersteigend, sondern die **maximale Zahl der Blasen wird gewöhnlich durch die schwächsten Ströme gleich am Anfange des Versuches hervorgerufen, und von da ab fällt jene allmählich, bis sie auf 0 gebracht wird.**



Elodea canadensis, elektrisiert in der Richtung: von Spitze zur Basis, bei 14,5° C.

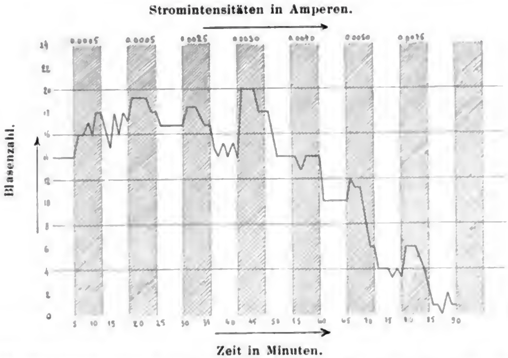
Indem jedes Durchlassen des Stromes durch die Pflanze eine Steigerung der Blasenzahl hervorruft, entsteht, wie die **Kurven zeigen, beim Ausschalten desselben eine Verminderung dieser Blasenzahl, die bis zu einer gewissen Stromintensität derselben annähernd proportional ist.**

Für jedes Pflanzenindividuum scheint hier aber eine Stromstärke vorhanden zu sein, bei der die Assimilationsenergie plötzlich so heruntergedrückt wird, daß von diesem Momente ab der Tod der Pflanze beginnt.

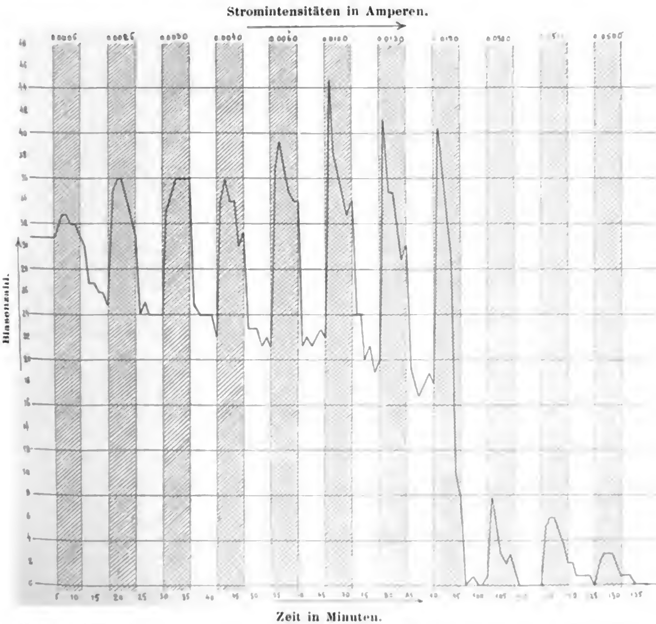


Elodea canadensis, elektrisiert in der Richtung: von Spitze zur Basis, bei 14,5° C.

Wie aus den Assimilationskurven zu ersehen ist, sind die Stromstärken, bei welchen das Maximum der Blasenzahl und der Stillstand der assimilatorischen Tätigkeit bei verschiedenen Pflanzenindividuen eintritt, höchst verschieden. Und in der Tat



Elodea canadensis, elektrisiert in der Richtung: von Basis zur Spitze, bei 15° C.



Elodea canadensis, elektrisiert in der Richtung: von Basis zur Spitze, bei 15°.C.

sind die hier angegebenen Resultate ein Spiel von so vielen Bedingungen, daß es kaum denkbar sein kann, für zwei verschiedene Exemplare übereinstimmende Zahlen zu erhalten.

Zum Schluß soll hier noch eines Faktors gedacht werden, von dem oben noch nicht gesprochen wurde, der aber von einiger Wichtigkeit für unsere Resultate sein kann. Dies ist der Einfluß der Zersetzungsprodukte, die bei der Elektrolyse des Mediums, in dem die Pflanze beobachtet wurde, entstehen. Obwohl, wie oben gezeigt wurde, für ihre Fortschaffung aus den Versuchströgen gesorgt wurde, so ist doch nicht zu leugnen, daß im Momente ihrer Entstehung — ihre Wirkung könnte eben in diesem Momente die entscheidende sein — sich diese Zersetzungsprodukte in direkter Berührung mit der Versuchspflanze befanden und daher ohne Zweifel ihre Wirkung auf diese ausübten. Die Größe dieser Komponente festzustellen, war mir vorläufig unmöglich.

Vielleicht wäre sie ausführbar durch Heranziehung der Pollacci'schen Stärkebestimmungsmethode, was aber so viel Zeit in Anspruch nehmen würde, daß ich zur Zeit darauf verzichten mußte.

Einfluss eines gleichmässigen elektrischen Feldes auf die Assimilation der Kohlensäure.

Schicken wir durch das Medium, in dem die Wasserpflanze beobachtet wird, einen elektrischen Strom, so geht, da der Widerstand des Pflanzenkörpers ein viel größerer ist, als der des Mediums, nur ein kleiner Bruchteil dieses Stromes durch die Pflanze selbst.

Die Pflanze befindet sich in diesem Falle in einem gleichmäßigen elektrischen Felde, denn als solches betrachtet man einen Strom, dessen Stromfäden gradlinig, parallel und gleich dicht sind.

Es war höchst interessant, zu erfahren, wie sich der Einfluß eines solchen homogenen, elektrischen Feldes auf die Assimilation der Kohlensäure äußert.

Die etwaige Ablenkung der Stromlinien, welche durch die Einführung der Stromlinien hervorgerufen wurde, war für unsere Versuche nicht in Betracht gezogen und die Verteilung der Linien in der Pflanze selbst als gleichmäßig angenommen.

Die Versuchsordnung zeigte im Vergleiche zu der bei den oben ausgeführten Versuchen angewandten nur geringe Abänderungen.

Da der Strom jetzt nicht mehr durch die Pflanze selbst geschickt zu werden brauchte, so konnte die Pflanze frei, durch einen Glasstab gestützt, in das Versuchsgefäß gebracht werden. (Fig. 3.)

Nun ergeben sich hier aber zwei Stellungen für die zu untersuchende Pflanze, die eine, wenn die Längsachse der

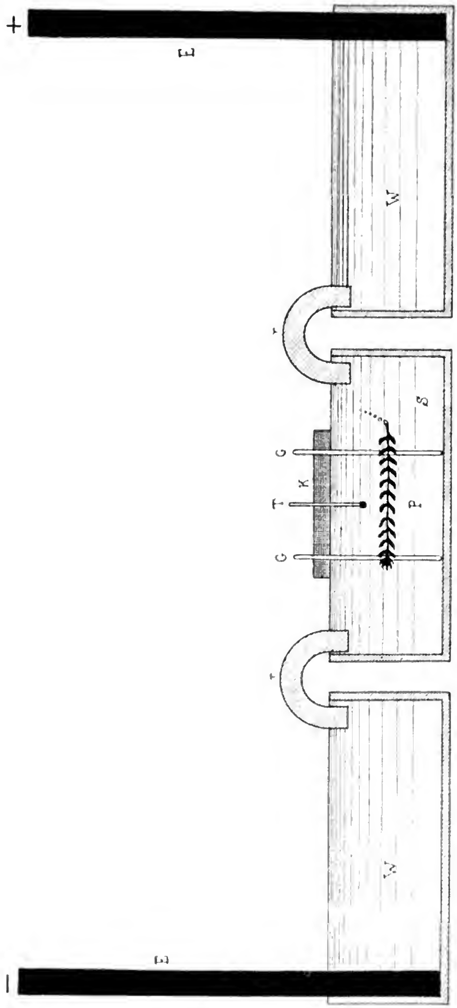


Fig. 3

Pflanze senkrecht zu den Stromlinien steht, und die zweite, wenn sie parallel derselben ist. Eine Versuchsanordnung in der zweiten Stellung zeigt uns die Figur 3.

Um einigermaßen bei allen Versuchen die gleiche Stellung der Pflanzen im elektrischen Felde zu behalten, wurde bei jedem Versuche seine Mitte fixirt und das Versuchsobjekt in dieser durch eine Korkplatte festgehalten.

Die Versuche dieses Abschnittes, deren Resultate in den Tabellen VI—XIV dargestellt sind, wurden auf die Weise ausgeführt, daß zuerst zwei kräftige und gesunde Sproßenden von *Elodea canadensis* durch Abschneiden auf dieselbe Länge gebracht wurden und eines von ihnen als Versuchs-, das andere als Kontrollpflanze verwandt wurde.

Nachdem ich mich über die Gleichmäßigkeit der von beiden pro Minute ausgeschiedenen Gasblasen überzeugt hatte, ging ich an die Versuche selbst heran.

Ich unterzog die Versuchspflanze in bestimmten Zeitperioden der Einwirkung des elektrischen Stromes, und beobachtete nach Verlauf derselben die von ihr und der Kontrollpflanze pro Minute ausgeschiedenen Blasenzahlen.

Während der Anfangsperiode dauerte die Stromeinwirkung gewöhnlich nur vier Minuten, welchen immer andere vier folgten, während welcher die Pflanze der Wirkung des Stromes entzogen war.

Die weiteren Zeitperioden der Stromeinwirkung waren auf 1 bezw. 2, 4 und 6 Stunden bemessen, aber immer so, daß jede der untersuchten Pflanzen im ganzen während zehn Stunden dieser Einwirkung unterzogen war. Außerdem waren die Versuchspflanzen während der ersten vier Stunden von der elektrischen Bogenlampe beleuchtet, während der sechs weiteren Stunden dagegen befanden sie sich im Dunkeln.

Nach den längeren Stromeinwirkungsperioden wurde bei einigen Versuchen der Strom auf kurze Zeit unterbrochen und die jetzt von der Pflanze pro Minute ausgeschiedene Blasenzahl beobachtet. Auch wurden die Pflanzen einige Stunden nach Unterbrechung des Versuches auf die Veränderung der von ihnen ausgeschiedenen Blasenzahl untersucht.

Jede in der Tabelle durch eine Zahl angegebene Beobachtung stellt ein arithmetisches Mittel von vier Beobachtungen dar, von welchen jede eine Minute dauerte. Um die Resultate noch leichter vergleichbar zu machen, wurden alle so erhaltenen Zahlen auf die Zahl 100 umgerechnet, der die Anfangszahl aller Versuchs- und Kontrollpflanzen gleich gesetzt wurde.

1. Längsachse der Versuchspflanzen senkrecht zu Stromlinien.

Die Resultate dieser Versuche sind in den Tabellen VI—XII dargelegt.

Die in der ersten von diesen Tabellen angegebenen Resultate beziehen sich nur auf die Anfangsperiode, d. h. auf eine solche, während der die Pflanzen intermittierend je vier Minuten

der Einwirkung des elektrischen Stromes ausgesetzt und entzogen waren. Bei allen diesen Versuchen, von welchen jeder nur 46 Minuten dauerte, waren nur die Stromstärken und Stromdichten verschieden, alle anderen Bedingungen dagegen stets gleich gehalten.

Um den Einfluß der Stromdichte, d. h. der Größe $\frac{\text{Stromstärke}}{\text{Stromquerschnitt}}$ auf die Assimilationsenergie feststellen zu können, habe ich den Querschnitt des Versuchsgefäßes dadurch zu verringern gesucht, daß ich in diesen einen entsprechend großen Paraffinblock *(Q)* hineinbrachte, der an die Wand und den Boden des Gefäßes befestigt wurde (Fig. 4). Auf diese Weise konnte der Querschnitt des letzteren auf 35, in einigen Fällen auf 14 qcm verkleinert und dementsprechend die Stromdichte, die auf die Pflanzen einwirken sollte, vergrößert werden.

Betrachten wir die in der Tabelle VI angegebenen Resultate näher, so zeigt uns die letzte Rubrik derselben die endgiltigen Veränderungen der ursprünglichen mittleren, pro Zeiteinheit von

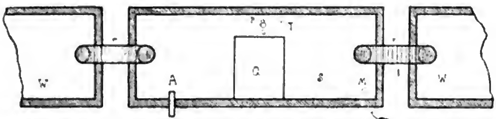


Fig. 4

den Pflanzen ausgeschiedenen Blasenzahl prozentualisch ausgedrückt.

Was hier zuerst in die Augen fällt, ist der Umstand, daß die elektrischen Ströme, welche das Medium, in dem die Pflanze wuchs, in kurzen Zeitperioden durchflossen, nach einer nicht sehr langen Einwirkung die Assimilaton der Kohlensäure bei der eine gewisse Grenze nicht übersteigenden Stromintensität steigern, von da ab sie aber herabdrücken.

Es besteht hier kein gesetzmäßiges Verhältnis zwischen der positiven Wirkung des Stromes auf die Kohlensäureassimilation und seiner Intensität, was auf einen sehr komplizierten Vorgang hinweist. Was aber die negative Wirkung der Ströme betrifft, so läßt sich hier eine gewisse Abhängigkeit von der Stromstärke bezw. Stromdichte vermuten.

Die Tatsache, welche für die erste Versuchsreihe so auffallend war, und welche darin bestand, daß nach jeder neuen Stromwirkung, die von der Pflanze pro Minute ausgeschiedene Blasenzahl stieg, konnte bei diesen jetzt besprochenen Versuchen nicht festgestellt werden. Es zeigte sich hier in dieser Hinsicht keine Spur irgendwelcher Gesetzmäßigkeit. Das Durchschicken, wie das Ausschalten des elektrischen Stromes konnte, je nach der Be-

schaffenheit der betreffenden Pflanze, einmal eine Steigerung bezw. Herabdrückung der Blasenzahl, das zweite Mal das Umgekehrte hervorrufen.

Die bei den obigen Versuchen auf den ersten Blick als dominierende, von mir als physikalisch-chemische bezeichnete Wirkung des Stromes kommt also bei diesen Versuchen gar nicht zum Vorschein, was ich mir dadurch zu erklären suche, daß ich annehme, die durch die Pflanzen selbst bei diesen Versuchen durchgehenden Ströme sind so minimal, daß sie nicht imstande sind, die oben besprochenen Elektrolysen der sich in lebenden Pflanzen bildenden Stoffe hervorzurufen.

Wenn wir überhaupt die Wirkungen von Strömen gleicher Intensität bei den ersten und den jetzt besprochenen Versuchen vergleichen, so sind sie bei den ersten von viel negativerem Einflusse auf die Kohlensäureassimilation der betreffenden Pflanzen, als bei den letzten. Die Dichte der die Pflanzen durchströmenden Elektrizität scheint hier also von ausschlaggebender Bedeutung zu sein.

Schickt man durch das Medium, in dem die Pflanze beobachtet wird, einen elektrischen Strom in kurzen, einige Minuten dauernden Zeitperioden, so übt er auf jene eine Reizwirkung aus, in deren Folge alsbald eine Steigerung der Assimilationsenergie zustande kommt.

Bei elektrischen Strömen von größeren Intensitäten gesellt sich aber dieser Reizwirkung eine andere, ihr entgegengesetzte, zu, welche höchstwahrscheinlich als Folge der in dem Medium durch seine Elektrolyse entstehenden Zersetzungen zu betrachten ist.

Diese Periode, in der die Pflanzen auf die besprochene Weise nur intermittierend, während kurzer Zeitabschnitte der Einwirkung der Ströme unterzogen wurden, nannte ich die Anfangsperiode, und ihre Dauer war bei allen späteren Versuchen (Tab. VII—XII) auf 18 Minuten bemessen.

Betrachten wir die Veränderungen, die bei verschiedenen Stromintensitäten während dieser Zeitperiode in der Blasenzahl hervorgerufen wurden, so können wir hier, wie auch bei den in der Taballe VI angegebenen Versuchen, keine Gesetzmäßigkeit feststellen. Eines konnte hier nur hervorgehoben werden, daß bei gewissen Intensitäten des elektrischen Feldes (etwa 15 Milliampère Stromstärke und 0,24 Milliampère pro qcm Stromdichte) die Einwirkung desselben eine positive war, von da ab aber eine negative. Auffallend ist aber, daß bei sehr starker Stromintensität (etwa 38 Milliampère Stromstärke und 0,6 Milliampère Stromdichte) diese Wirkung zum größten Teil, d. h. bei mehreren Pflanzenexemplaren, wieder eine positive war.

Dieses läßt sich vielleicht durch die zweierlei Wirkungen des elektrischen Feldes auf folgende Weise erklären: Wie schon oben erwähnt wurde, übt die erstere von ihnen einen Reiz aus, der die Assimilationsenergie der Pflanzen steigert, die zweite drückt sie dagegen herab. Sind die Stromintensitäten gering, so ist die zweite Wirkung des Stromes während solcher kurzen Zeitperioden wahrscheinlich von keiner Bedeutung für die Kohlensäureassimila-

tion, jedenfalls wird sie von der ersten übertroffen, und als Schlußresultat ergibt sich eine Steigerung der von der Pflanze pro Zeiteinheit ausgeschiedenen Blasenzahl. Werden die Stromintensitäten größer, so wächst wahrscheinlich im allgemeinen die Empfindlichkeit der Pflanzen für die Wirkung der zweiten Art schneller, weshalb bei diesen als Resultate eine Verminderung der Assimilationsenergie eintritt. Dann scheint aber bei der größten hier angewandten Stromintensitäten die Reizwirkung derselben überhand zu nehmen, und es entsteht deshalb bei ihrer Anwendung wiederum eine Steigerung der von der Pflanze pro Zeiteinheit ausgeschiedenen Blasenzahl. Diese erste Periode der Untersuchung erscheint also als ein Kampf zwischen diesen beiden hier angeführten Stromwirkungen.

Die Frage über die Natur der Reizwirkungen, welche durch die elektrischen Ströme hervogerufen werden, zu beantworten, ist eine höchst schwierige. Es sind hier natürlich verschiedene Möglichkeiten denkbar.

Am einfachsten wäre die Annahme, daß es die elektrolytischen Wirkungen in der lebendigen Substanz selbst sind, welche die verschiedenen Reizwirkungen hervorrufen. Mit dem Zerfall dieser Verbindung ist schon an sich die Entstehung von Erregungserscheinungen gegeben. Dies trifft aber vielmehr für unsere erste Versuchsreihe zu. Für die jetzt zu besprechenden Versuche scheint es aber die Elektrolyse des die Versuchspflanzen umgebenden Mediums, des Leitungswassers, zu sein. Denn es entstehen bei derselben Stoffe, welche als chemische Reize auf die Pflanzensubstanz einwirken und die betreffenden Reizerscheinungen hervorrufen. Verworn[1]) zweifelt zwar, ob dieses Moment bei den galvanischen Erscheinungen wesentlich beteiligt ist, es ist aber nach meinen Versuchen kaum zu verneinen, daß diese Wirkung in besonderen Fällen als eine der wichtigsten Komponenten des gesamten Komplexes der Reizerscheinungen hervortritt.

Als eine weitere solche Komponente führt der eben genannte Forscher die durch den galvanischen Strom hervorgerufene Flüssigkeitsverschiebung im porösen, mit Flüssigkeit getränkten Körper an.

Es ist bekannt, daß bei einer längeren Einwirkung eines Reizes die lebendige Substanz ihre Erregbarkeit allmählich verliert, so daß der betreffende Organismus den Reiz nicht mehr als solchen empfindet. Läßt man daher den elektrischen Strom eine längere Zeit auf die Pflanze einwirken, so hört seine Reizwirkung auf dieselbe alsbald auf, und die Pflanze ermüdet, worunter zu verstehen ist, daß die Energie aller ihrer Lebensfunktionen herabgesetzt wird.

Es können hier aber noch andere Erscheinungen eintreten.

Unter Ermüdung versteht man nach Verworn[2]) einerseits die Anhäufung von Zersetzungsprodukten, die durch die angestrengte Tätigkeit entstehen, und andererseits den Verbrauch und den mangelhaften Ersatz der zur Restitution der lebendigen Substanz nötigen Stoffe.

---

[1]) Verworn, l. c. p. 457.
[2]) Verworn, l. c. p. 502.

Nun könnte aber bei unseren Versuchen durch die Energie des elektrischen Stromes vielleicht ein Übermaß der verbrauchten Stoffe gebildet, anderseits die dabei entstehenden Zersetzungsprodukte von ihm in für den Organismus unschädliche Form umgewandelt werden, so daß die Stromwirkung schließlich zu einer Steigerung der Energie einiger Lebensfunktionen führen würde.

Um festzustellen, wie sich diese Verhältnisse beim Einflusse eines gleichmäßigen elektrischen Feldes auf die Kohlensäureassimilation äußern, habe ich die Versuchspflanzen während längerer Zeitperioden dem Einflusse eines solchen Feldes unterzogen, und beobachtete am Ende jeder solchen Periode die Veränderungen der von den Pflanzen pro Zeiteinheit ausgeschiedenen Blasenzahlen.

Es hat sich hier herausgestellt, daß bei sehr kleinen Stromintensitäten (von einer Dichte bis zu etwa 0,1 und einer Stromstärke bis zu etwa 6 Milliampère) die Wirkung derselben eine Steigerung der Assimilationsenergie hervorrief, wobei diese der Zeiteinwirkung dieser Ströme annähernd direkt proportional war.

Denn, da nach vierstündiger Einwirkung dieser schwachen Ströme die Steigerung[1] der von den Pflanzen pro Zeiteinheit ausgeschiedenen Blasenzahl etwa 9,75 % betrug, so wurde sie nach sechsstündiger Einwirkung etwa 14,5 %; es wird also eine annähernd stimmende Proportion $4 : 6 = 9{,}75 : 14{,}5$ erhalten.

Bei Anwendung von größeren Stromintensitäten wird der Einfluß eines solchen gleichmäßigen Feldes auf die Assimilationsenergie ein negativer, wobei die Größe ihrer Verminderung mit der Zeitdauer der Einwirkung entsprechend größer wird.

Um einen gewissen Einblick in die am Schlusse jeder Periode, während der die Pflanzen elektrisiert wurden, entstehenden Veränderungen zu bekommen, habe ich die folgende Tabelle zusammengestellt:

Versuchsreihe	Mittlere Stromstärke in Milliampère	Mittlere Stromdichte in Milliampère pro qcm.	Depression der mittl. pro Zeiteinheit ausgesch. Blasenz. nach 1 Stunde in %	Depression der mittl. Blasenzahl nach 2 Stunden in %	Depression der mittl. Blasenzahl nach 4 Stunden in %	Depression der mittl. Blasenzahl nach 10 Stunden in %
1	15	0.24		6,1	9,2	13,1
2	15	0.43		14	15,4	16,8
3	19	0.32		18	27	44
4	19	0.56			42,7	68,5
5	42	0.69	13	24	40	77
6	28	0.81	6,8	23,5	46	75

[1]) Die hier angegebene Steigerung der Blasenzahl stellt das arithmetische Mittel aller diesen Versuchen entsprechenden Resultate dar.

Die in dieser Tabelle stehenden Zahlen sind arithmetische Mittel, welche aus allen, jeder Versuchsreihe entsprechenden Resultaten erhalten wurden.

Aus den Versuchsreihen 1 und 2 geht hervor, daß bei gleichen Stromstärken die durch sie hervorgerufene Depression der Assimilationsenergie von den Stromdichten abhängig ist und mit dieser entsprechend wächst.

Bei der Versuchsreihe 3 ist vor allem zu bemerken, daß hier von der gewöhnlichen Art der Untersuchung eine kleine Abweichung gemacht wurde, indem nach jeder längeren oder kürzeren Stromeinwirkungsperiode der Strom auf je vier Minuten unterbrochen wurde, was aber von keinem merklichen Einflusse auf die am Ende des Versuches beobachteten Blasenzahlen war.

Es soll hier bemerkt werden, daß die Blasenzahl, welche von den untersuchten Pflanzen nach Unterbrechung der Stromwirkung beim Ende jedes Versuches ausgeschieden wurde, sich fast gar nicht unterschied von der am Schlusse der Stromeinwirkung beobachteten, d. h., daß diese Unterbrechung fast gar keinen Reiz auf die Assimilationstätigkeit der betreffenden Pflanzen ausübte. Auch sehr wenig änderte sich die Blasenzahl einige Stunden nach Unterbrechung des Versuches, in einigen Tagen sind aber alle Pflanzen, bei welchen der elektrische Strom eine Depression der Assimilation hervorgerufen hat, zugrunde gegangen, obwohl sie in normale Verhältnisse gebracht waren. Dies ist die Folge der Überreizung[1]), deren allgemeine Bedeutung nichts anderes ist, als das, was wir als äußere Todesursachen bezeichnen.

„. . . . . . . die Überreizung nicht nur, wenn sie in einer Steigerung, sondern auch wenn sie in einer Herabsetzung der als Lebensbedingungen wirkenden Faktoren besteht, schließlich stets den Tod zur Folge hat."

Die Versuchreihen 3 und 4 bestätigen wiederum den oben ausgesprochenen Satz von der Abhängigkeit der durch den elektrischen Strom hervorgerufenen Depression der Assimilationsenergie von der Stromdichte.

Die annähernde Gleichheit der aus den Versuchsreihen 5 und 6 erhaltenen Zahlen läßt vermuten, daß die nach einer gewissen längeren Zeit durch ein gleichmäßiges elektrisches Feld hervorgerufene Depression der Kohlensäureassimilation von dem Produkte Stromstärke und Stromdichte abhängig ist, denn in der Tat sind für diese Versuchsreihen diese Produkte sich annähernd gleich (28,98 bezw. 22,68).

Dasselbe betrifft die Versuchsreichen 3 und 4. Die Produkte aus Stromstärke und Stromdichte verhalten sich bei ihnen wie 1 : 1,75, die Depressionen der Assimilationsenergie nach insgesamt zehnstündiger Stromeinwirkung, wie etwa 1 : 1,56, also mit einer Genauigkeit, die trotz der Kompliziertheit hier eintretender Er-

[1]) Verworn, l. c. p. 506.

scheinungen, eine gewisse Gesetzmäßigkeit doch zu vermuten erlaubt. Und wenn auch diese Abhängigkeit für die ersten zwei Versuchsreihen nicht zutrifft, so ist, wenn man bedenkt, was für eine Fülle von Erscheinungen hier zu Tage tritt, wenn man bedenkt, bis zu welchem Grade jede Pflanze ihre individuellen Eigenschaften zur Entfaltung bringen kann, die Aufstellung von solchen, nur sehr annähernd giltigen Sätzen doch berechtigt, denn sie gewährt uns jedenfalls einen gewissen Einblick in diese so dunkle und verwickelte Welt, deren volle Aufklärung kaum je geschehen wird.

Es ist selbstvertständlich, daß die Vergleiche der Resultate nur für Versuchsreihen mit sich naheliegenden Stromintensitäten angestellt werden konnten, denn bei großen Unterschieden derselben können die Nebenerscheinungen, die sie hervorrufen, eine bedeutende Störung jener Abhängigkeit verursachen.

Betrachten wir noch weiter die zuletzt aufgestellte kleine Tabelle, so können wir feststellen, daß im Großen und Ganzen die Depression der Assimilationsenergie nach jeder weiteren längeren Zeitperiode, in der die Pflanze der Stromeinwirkung unterzogen war, größer wird. Außerdem ist noch zu bemerken, daß diese, die Depression der Assimilationsenergie ausdrückenden Zahlen bei den schwächeren Stromintensitäten langsamer steigen wie bei stärkeren; so, wenn sie bei den ersten arithmetische Progressionen bilden, bilden sie bei den letzten geometrische.

Dies weist auf die Tatsache hin, daß zwischen den durch den Strom hervorgerufenen Veränderungen der Assimilationsenergie und der Zeitdauer der Einwirkung derselben auf die Pflanzen ein gewisses gesetzmäßiges Verhältnis besteht, und daß jene einen sehr wichtigen Faktor bei diesen Erscheinungen darstellt. Denn wäre dies nicht der Fall, so müßte sich das Hauptergebnis der Stromeinwirkung schon nach der ersten längeren Zeitperiode einstellen, was nicht der Fall ist.

Fassen wir jetzt alles hier Gesagte zusammen, so können wir mit Sicherheit sagen, daß, wenn sich eine Wasserpflanze in einem gleichmäßigen elektrischen Felde, das in dem sie umgebenden Medium erzeugt wird, befindet, und die Längsachse der Pflanze senkrecht zu den Stromlinien steht, bei sehr kleinen Stromintensitäten die Wirkung eines solchen Feldes eine positive ist, daß sie bei größeren aber negativ wird. Außerdem ist diese von der Einwirkungsdauer des Stromes, von seiner Stärke und Dichte abhängig und steht zu diesem im geraden Verhältnisse.

Von den vielen Störungen, die die verschiedenen Abweichungen von den hier ausgesprochenen Betrachtungen verursachen, scheint eine die Veränderung des Widerstandes der Versuchsobjekte im Laufe des Versuches zu sein, die durch den elektrischen Strom selbst herbeigeführt wird. Nach Pfeffer[1]) wird schon durch eine vorübergehende Durchleitung eines elektrischen

[1]) Pfeffer, l. c. B. II. p. 866.

Stromes der Leitungswiderstand der Pflanzengewebe transitorisch herabgesetzt.

Besonders bemerkenswert ist die Tatsache, daß die schwächeren Ströme die Assimilationsenergie der Pflanzen erhöhen, die stärkeren diese dagegen herabdrücken. Es ist sicher, daß jedem Pflanzenindividuum eine andere Stromintensität entspricht, bei der die Wirkung, die sie ausübt, eine schädliche wird.

Wir wissen, daß der elektrische Strom einige Körper, unter anderen auch den Wasserstoff, passierend diese in den status nascens überführt. In diesem Zustande besitzt der Wasserstoff stark reduzierende Eigenschaften. Der durch die Pflanze durchgehende elektrische Strom würde vielleicht auch nichts anderes sein als ein Antrieb, welcher hilft, daß der Wasserstoff, der sich im Inneren der Pflanze bildet, mit größerer Energie die Kohlensäure, mit der er in Berührung kommt, reduziert.

Nach Bach[1]) kann der Chemiker die sekundäre Wirkung des bei der Elektrolyse in statu nascendi erhaltenen Wasserstoffes, die Reduktion der Kohlensäure, herbeiführen. Die elektrolytische Reduktion der Kohlensäure wurde auch durch die Versuche von Royer[2]), v. Lieben[3]), Cohen und Jahn[4]) bestätigt.

Phipson[5]) studierte die Vegetation der Pflanzen in der Wasserstoffatmosphäre, indem er Wasserstoff in Wasser, das CO_2 enthielt, einleitete und zeigte, daß sich das Volumen des Wasserstoffs um 20 Teile verkleinerte. Dieses müßte geschehen, wenn der Wasserstoff mit einem Teile der Kohlensäure reagiert. Putz[6]) äußert sogar, daß die Kohlensäure vom Chlorophyll überhaupt durch elektrische Energie assimiliert wird, und betrachtet also dieses als ein photo-elektrisches System. Er zitiert einen Fall, bei welchem die Existenz von der Umwandlung des Lichtes stammender elektrischer Ströme in der Pflanze nachgewiesen sein konnte, und nimmt an, daß hier der sich durch diese Ströme bildende Wasserstoff als Vermittler wirkt.

Allen diesen Versuchen entsprechend, kann mit einer gewissen Sicherheit angenommen werden, daß der durch die Pflanze geschickte elektrische Strom in dieser die elektrolytische Zersetzung der sich in ihr vorfindenden Kohlensäure hervorruft.

Damit ist aber noch garnicht gesagt, daß er die Kohlensäureassimilation der Pflanzen begünstigt. Dieses könnte gezeigt werden, wenn wir nachweisen könnten, daß die Produkte der photosynthetischen Wirkung des Chlorophylls und der elektrolytischen des Stromes miteinander identisch sind, was Pollacci nachgewiesen haben will.

Es würde sich dann natürlich für jede Pflanze ein gewisses Maximum der Stromwirkung ergeben, bei dem noch eine

[1]) Bach, Compt. rend. I. CXXVI. 1898. p. 479.
[2]) Royer, Compt. rend. I. LXX. 1870. p. 731.
[3]) Wiener Monatshefte. 16. 1895. p. 211. 18. 1897. p. 582.
[4]) Cohen und Jahn, Ber. d. D. Chem. Ges. B. 37. 1904. p. 2836.
[5]) Chem. New. 67. p. 303.
[6]) Chem. Centralbl. 1886. p. 774.

Steigerung der Assimilation möglich ist, denn durch den Strom können höchstwahrscheinlich nur die Ausgangsprodukte, aus welchen durch die Tätigkeit der lebendigen Pflanze selbst erst die höheren Kohlenhydrate entstehen, gebildet werden. Entstehen aber durch den Strom diese Ausgangsprodukte in einem Übermaße, so reicht die Lebenskraft der Pflanze nicht mehr zur Verarbeitung derselben und wird von ihm paralysiert, auf welche Weise ich mir auch die Resultate meiner Versuche erkläre.

2. Längsachse der Versuchspflanzen parallel zu Stromlinien.

In der Stellung der Pflanzen, bei welcher die Längsachsen derselben parallel zu den Stromlinien sind, ergeben sich zwei weitere Möglichkeiten. Die eine, wenn der Strom den Pflanzenzweig in der Richtung von der Basis zur Spitze durchläuft (Fig. 3), und die zweite, wenn dieses in umgekehrter Richtung geschieht. Diese beiden Fälle wurden auch bei den hierzu gehörigen, in den Tabellen XIII und XIII dargelegten Versuchen auseinander gehalten.

Wie bei den Versuchen erster Reihe zeigt sich auch hier, daß die Ströme, welche die Pflanzen in der Richtung von der Spitze zur Basis durchfließen, einen merklich negativeren Einfluß auf die Assimilationsenergie ausüben.

Ging der Strom durch die Pflanzen in der Richtung von der Basis zur Spitze, so waren die Zahlen (%)[1], um welche die Assimilationsenergie der betreffenden Pflanzen herabgedrückt wurde, nach 2, 4 bezw. 10 Stunden: 10,2, 34,5 und 49,6 %, bei entgegengesetzter Richtung des Stromes: 13,5, 34,5 und 56,7 %.

Im allgemeinen waren die zu diesem Abschnitte gehörigen Versuche genau auf die Weise ausgeführt, wie diejenigen des zweiten Abschnittes, und im Großen und Ganzen ergaben sich aus ihnen auch dieselben Resultate in der Abhängigkeit der durch die elektrischen Ströme hervorgerufenen Depressionen der Assimilationsenergie von den Stromintensitäten und der Dauer ihrer Einwirkung, wie bei jenen.

Hauptresultate.

Fassen wir jetzt alles oben Gesagte zusammen, so kommen wir zu folgenden Hauptresultaten:

I. Schickt man einen elektrischen Strom durch eine Wasserpflanze, so äußert sich eine Wirkung in Folgendem:

1. So lange die Pflanze lebenskräftig ist, steigt bei jedem Durchlassen des Stromes die von ihr pro Zeiteinheit ausgeschiedene Blasenzahl.

2. Der während längerer Zeit durchgeschickte Strom ruft allmählich eine Verminderung hervor und führt den Tod der

[1] Die hier angeführten Zahlen stellen das arithmetische Mittel aller zu diesem Abschnitte gehörigen Versuche dar.

Pflanze herbei. Nur sehr schwache Ströme machen davon eine Ausnahme, indem sie keine Verminderung der von der Pflanze ausgeschiedenen Blasenzahl, sondern ihre Erhöhung hervorrufen.

3. Ströme, welche die Pflanzen in der Richtung von ihrer Spitze zur Basis durchfließen, üben auf die Assimilationstätigkeit derselben einen negativeren Einfluß aus, als jene, welche sie in entgesetzter Richtung durchströmen.

4. Die negative Wirkung des Stromes auf die Assimilationsenergie ist für dieselbe Pflanze der Dauer der Einwirkung annähernd proportional.

5. Zwischen der Einwirkung der Ströme auf verschiedene Pflanzenindividuen und der Intensität derselben besteht im allgegemeinen keine strenge Gesetzmäßigkeit, doch rufen stärkere Ströme auch größere Depressionen der Assimilationsenergie hervor.

6. Werden durch eine und dieselbe Wasserpflanze elektrische Ströme von verschiedener Stärke in der Richtung von der Basis zur Spitze während kurzer Zeitperioden geschickt, so ruft ein jedesmaliges neues Durchlassen des Stromes eine Steigerung der von der Pflanze pro Zeiteinheit ausgeschiedenen Blasenzahl hervor, die der Stromstärke bis zu einem gewissen, für jedes Individuum verschiedenen Maximum annähernd proportional ist.

Gehen solche Ströme durch die Pflanzen in entgegengesetzter Richtung, so fällt die maximale Blasenzahl gleich auf den Anfang des Versuches.

Jede Unterbrechung ruft bei diesen Versuchen eine Verminderung der Blasenzahl hervor, die auch bis zu einer gewissen Stromstärke derselben annähernd proportional ist. Bei dieser, aber für jedes Pflanzenindividuum verschiedenen Stromstärke, wird die Assimilationsenergie plötzlich so heruntergedrückt, daß von diesem Momente ab die Pflanze sich im Stadium des Absterbens befindet und nicht mehr zum Leben gebracht sein kann.

II. Schickt man einen elektrischen Strom durch das Medium, in dem die Pflanze beobachtet wird, so daß die Stromlinien senkrecht zur Längsachse des Versuchsobjektes stehen, so übt er auf die Kohlensäureassimilation folgende Wirkung aus:

1. Durchfließt der elektrische Strom das Medium während kurzer, nur einige Minuten dauernder Zeitperioden, so befördert dieser Strom, wenn seine Intensität eine gewisse, für jedes Individuum bestimmte Größe nicht überschreitet, die von der Pflanze pro Zeiteinheit ausgeschiedene Blasenzahl, bei größeren Stromintensitäten wird dagegen diese schon nach der kurzen Einwirkung des Stromes herabgedrückt.

2. Werden die Pflanzen der Einwirkung des elektrischen Feldes während längerer Zeitperioden unterzogen, so ruft dieselbe bei sehr kleinen Stromintensitäten eine Steigerung der Assimilationsenergie hervor, die der Zeitdauer dieser Einwirkung annähernd proportional ist. Bei Anwendung größerer Stromintensitäten wird der Einfluß eines solchen gleichmäßigen elektrischen Feldes ein negativer, wobei die Größe dieser Wirkung mit der Zeitdauer derselben entsprechend wächst,

3. Bei gleichen Stromstärken werden die hervorgerufenen Depressionen der Assimilationsenergie abhängig von den Stromdichten und stehen zu denselben im geraden Verhältnisse. Bei verschiedenen Stromstärken bezieht sich diese Abhängigkeit annähernd auf das Produkt Stromstärke und Stromdichte.

III. Läßt man den elektrischen Strom durch das die Pflanze umgebende Medium so verlaufen, daß die Stromlinien parallel zur Längsachse derselben sind, so ist die Wirkung die folgende:

1. In der Abhängigkeit der Einwirkung von Stromintensitäten und ihrer Zeitdauer stellen sich hier dieselben Verhältnisse, wie bei der senkrechten Stellung der Stromlinien zur Längsachse der Versuchspflanzen ein.

2. Die Ströme, welche die Pflanzen in der Richtung von der Spitze zur Basis durchfließen, üben auf die Assimilationsenergie derselben einen negativeren Einfluß, als diejenige, welche sie in entgegengesetzter Richtung durchströmen.

Trotzdem diese, von uns ausgeführten Versuche keine erschöpfende Antwort auf die sehr komplizierten Fragen geben, so können doch die aus ihnen gezogenen Schlüsse Anhaltspunkte zu weiteren Forschungen auf diesem schwierigen und verwickelten Gebiete liefern.

Zuletzt mag es mir noch gestattet sein, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. Kny in Berlin, der mir die Ausführung meiner Arbeit ermöglichte und in zuvorkommendster Weise stets mit gutem Rat zur Seite stand, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

In eben so herzlicher Weise danke ich dem Herrn Privatdozenten Dr. W. Magnus und Herrn Dr. G. Gaßner, die stets ein reges Interesse für meine Arbeit zeigten, und mir oft dabei mit gutem Rat behilflich waren.

Tabellen I bis XIV.

Nr. des Versuches: Versuchspflanze: Stromrichtung: Stromstärke: Temperatur:	I. **Elodea canadensis.** Von Basis zur Spitze. 0,0005 Amp. 15° C.		II. **Elodea canadensis.** Von Spitze zur Basis. 0,0005 Amp. 15° C.		III. **Elodea canadensis.** Von Basis zur Spitze. 0,0025 Amp. 14,5° C.	
Ohne Stromwirkung	28 28 28 28 28 28	100	14 14 14 14 14 14	100	12 12 12 12 12 12	100
Bei „	31 32 32 31 31 31	111	15 15 16 15 16 15	110	15 15 15 13 15 13	122
Ohne „	24 28 27 30 28 30	100	15 15 14 15 14 14	104	13 14 14 15 14 15	118
Bei „	32 34 33 33 32 33	114	15 14 14 15 15 14	104	21 18 21 21 18 21	167
Ohne „	29 28 28 28 27 26	100	15 14 15 12 13 12	96	18 18 18 18 18 18	150
Bei „	32 30 34 34 31 34	114	14 13 15 14 14 14	100	18 21 18 21 18 18	158
Nach 10 Stunden	.	.	.	.	.	.
Ohne Stromwirkung	30 28 28 28 27 26	100	12 14 13 13 14 15	96	15 15 16 18 18 15	138
Bei „	30 31 29 32 34 31	111	14 14 15 16 14 15	105	21 18 21 21 21 21	171
Nach 30 Minuten	.	.	.	.	21 21 18 21 21 18	167
Nach 4 Stunden	29 28 27 28 29 28	100	13 13 12 12 13 14	91	.	.
Ohne Stromwirkung	29 29 29 29 29 29	103	11 11 11 11 11 12	80	15 18 18 15 18 18	146
Bei „	30 28 30 33 34 34	114	13 13 12 13 13 13	91	21 21 21 18 21 18	167
Nach 15 Minuten	.	.	.	.	.	.
Nach 2 Stunden	.	.	.	.	15 15 15 15 15 15	125
Ohne Stromwirkung	29 30 28 30 28 26	103	13 12 12 10 11 11	82	12 12 15 12 12 12	104
Bei „	.	.	13 13 13 12 14 13	93	15 15 15 15 15 15	125
Ohne „	.	.	12 13 11 13 11 12	87	12 12 15 12 12 12	104

P. S. Die in kleiner Schrift eingetragenen Zahlen bedeuten die Blasenzahl pro Minu…

Tabellen I, II, III, IV, V: Der elektrische Str…

Tabelle I.

IV. Elodea canadensis. Von Spitze zur Basis. 0,0025 Amp. 15° C.		V. Elodea canadensis. Von Basis zur Spitze. 0,0040 Amp. 14,5° C.		VI. Elodea canadensis. Von Spitze zur Basis. 0,0040 Amp. 15° C.	
14 14 14 14 14 14	100	28 28 28 28 28 28	100	18 18 18 18 18 18	100
21 21 21 20 20 18	144	35 35 37 38 39 39	131	20 21 20 21 20 21	113
14 14 14 14 14 13	99	30 35 26 25 26 24	93	14 14 14 14 13 14	77
20 18 18 20 18 18	133	33 33 32 32 31 30	114	16 18 18 18 18 18	98
12 12 14 12 12 11	87	25 22 23 23 23 24	83	16 16 16 16 16 16	89
18 20 20 18 20 18	136	30 29 29 27 28 28	102	22 20 20 20 20 20	113
.	.	0 0 0 0 0 0	0	.	.
14 14 12 14 14 12	95	2 2 3 2 4 4	10	16 16 16 16 16 16	89
18 20 18 18 20 18	133	3 4 2 0 0 0	5	18 20 18 18 16 18	100
8 8 8 8 8 8	57	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.
8 6 4 6 6 4	41	0 0 0 0 0 0	0	16 16 14 16 16 16	89
8 8 6 8 8 8	55	0 0 1 2 3 3	5	16 18 18 18 16 18	97
.	.	.	.	16 16 16 18 16 16	91
6 8 6 6 8 6	48	.	.	.	.
4 4 4 4 4 3	27	0 0 0 0 0 0	0	14 16 14 16 14 16	83
6 8 8 6 6 8	50	0 0 0 0 0 0	0	.	.
6 4 3 3 4 4	29	0 0 0 0 0 0	0	.	.

* in großer Schrift die mittlere Blasenzahl, welche bei allen Versuchen auf 100 reduziert ist.

ing durch die Versuchspflanzen selbst.

Nr. des Versuches:	VII.		VIII.		IX.	
Versuchspflanze:	**Ceratophyllum demersum.**		**Elodea canadensis.**		**Elodea canadensis.**	
Stromrichtung:	Von Basis zur Spitze.		Von Basis zur Spitze.		Von Basis zur Spitze.	
Stromstärke:	0,0065 Amp.		0,0065 Amp.		0,0065 Amp	
Temperatur:	14,5° C.		15° C.		15,5° C.	
Ohne Stromwirkung	14 14 14 14 14 14	100	8 8 8 8 8 8	100	41 41 41 41 41 41	100
Bei „	**16 16 16 17 17 18**	**119**	**14 14 14 14 14 15**	**175**	**51 58 58 61 66 56**	**147**
Ohne „	16 15 13 11 12 10	92	13 11 10 11 10 13	142	46 47 44 39 39 41	104
Bei „	**12 10 11 11 12 12**	**81**	**13 12 12 14 12 11**	**154**	**59 60 62 60 61 60**	**147**
Ohne „	10 9 8 4 2 2	46	11 11 11 10 10 10	131	58 52 47 53 49 49	125
Bei „	**9 9 9 12 13 14**	**79**	**12 12 12 11 11 11**	**144**	**54 61 57 64 60 63**	**146**
Ohne „	13 9 8 5 2 1	45	10 10 9 9 9 9	117	52 52 50 50 47 47	117
Bei „	.	.	**9 10 11 10 11 10**	**127**	**53 53 54 52 55 58**	**132**
Ohne „	.	.	9 9 9 8 9 8	108	43 44 41 40 40 38	106
Bei „	.	.	**10 10 10 10 10 10**	**125**	**41 42 40 42 41 40**	**100**
Ohne „	.	.	8 8 8 8 8 8	100	37 39 35 36 31 32	85
Bei „	.	.	**9 10 9 8 10 9**	**115**	.	
Nach 15 Minuten	.	.	.	.	.	
Nach 1 Stunde	.	.	.	.	.	
Ohne Stromwirkung	.	.	8 8 8 7 8 7	96	.	
Bei „	.	.	**8 10 9 9 9 10**	**114**	.	
Ohne „	.	.	9 8 8 7 6 7	94	.	
Bei „	.	.	**9 10 9 9 9 8**	**113**	.	
Ohne „	.	.	7 7 6 7 6 6	81	.	

Tabelle II.

X. lodea canadensis. n Spitze zur Basis. 0,0065 Amp. 14° C.		XI. Elodea canadensis. Von Spitze zur Basis. 0,0065 Amp. 14,5° C.		XII. Elodea canadensis. Von Spitze zur Basis. 0,0065 Amp. 14,5° C.		XIII. Elodea canadensis. Von Spitze zur Basis. 0,0065 Amp. 15° C.	
8 8 8 8 8	100	21 21 21 21 21 21	100	27 27 27 27 27 27	100	20 20 20 20 20 20	100
9 9 10 10 10	121	24 24 18 21 21 21	103	28 31 29 29 27 28	106	22 22 20 21 20 21	105
7 8 7 8 7	94	15 15 15 12 15 15	69	24 23 22 24 22 23	85	20 19 18 19 19 19	95
8 8 9 9 9	106	18 18 18 18 15 18	98	24 27 27 27 24 26	96	20 21 22 20 21 20	103
7 7 7 7 7	90	12 13 12 13 12 13	60	21 22 20 22 20 21	76	20 19 19 18 19 18	94
8 8 8 8 9	102	13 13 14 14 15 15	67	24 24 23 25 24 23	89	22 21 22 20 21 19	104
7 7 7 7 7	90	13 12 13 12 13 12	57	23 20 22 22 22 21	80	18 18 19 18 19 17	90
8 8 8 8 9	102	13 13 14 14 15 15	67	25 23 23 22 23 21	85	19 22 20 20 19 21	101
7 7 7 7 6	88	10 10 11 11 12 12	52	22 21 19 22 20 21	77	19 17 19 17 18 17	89
8 9 9 8 9	106	12 12 12 13 13 13	60	23 25 22 24 21 23	85	19 21 20 19 19 19	98
7 7 7 7 7	90	10 10 10 10 10 10	48	22 21 21 21 19 19	76	19 18 20 20 19 18	90
8 9 9 8 9	106	10 11 12 11 12 12	55	.	.	.	.
9 8 9 9 8	106	10 10 11 11 12 12	47	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	2 2 1 2 2 2	9
7 7 7 7 7	90	9 9 9 9 9 9	43	.	.	1 2 1 0 1 1	5
.	.	.	.	.	.	2 2 1 2 2 1	7
.	.	.	.	.	.	2 1 1 0 1 1	5
.	.	.	.	.	.	.	.
.	.	.	.	.	.	.	.

Nr. des Versuches: Versuchspflanze: Stromrichtung: Stromstärke: Temperatur:	XIV. **Elodea canadensis.** Von Basis zur Spitze. 0,0085 Amp. 14,5° C.		XV. **Elodea canadensis.** Von Spitze zur Basis. 0,0085 Amp. 14,5° C.		XVI. **Ceratophyllum demersum.** Von Spitze zur Basis. 0,0085 Amp. 14,5° C.		XVII. **Ceratophyllum demersum.** Von Basis zur Spitze. 0,0085 Amp. 14,5° C.	
Ohne Stromwirkung	14 14 14 14 14 14	100	12 12 12 12 12 12	100	16 16 16 16 16 16	100	16 16 16 16 16 16	[illegible]
Be „	**21 19 18 17 17 17**	**119**	**12 13 17 18 18 17**	**135**	**24 24 25 25 25 25**	**154**	**30 30 30 30 30 30**	[illegible]
Nach 10 Minuten	**13 13 12 12 11 11**	**86**	.	.	.	.	.	
Ohne Stromwirkung	11 10 10 9 9 10	68	14 13 13 13 14 14	126	8 8 8 9 9 10	54	17 18 16 15 15 15	[illegible]
Bei „	**12 11 11 11 11 10**	**92**	**17 19 19 18 19 18**	**128**	**20 20 20 20 22 22**	**129**	**27 28 27 25 25 24**	[illegible]
Ohne „	10 9 9 9 8 8	63	14 12 13 12 13 10	103	8 8 8 8 8 8	50	14 14 14 14 14 14	
Bei „	**10 9 9 9 9 9**	**66**	**14 17 17 17 17 18**	**139**	**20 20 20 20 22 22**	**129**	**20 24 26 26 26 25**	[illegible]
Nach 1 Stunde	.	.	.	.	.	.	**18 18 17 17 17 17**	[illegible]
Ohne Stromwirkung	9 8 9 8 8 7	58	14 16 14 12 12 12	103	8 6 6 7 7 6	42	12 12 14 14 14 14	
Bei „	**9 8 8 9 8 8**	**60**	**17 15 16 14 15 13**	**125**	**22 22 21 21 20 20**	**131**	**12 12 10 12 10 10**	[illegible]
Nach 30 Minuten	**5 6 7 5 6 5**	**41**	**6 6 6 4 4 4**	**42**	**18 18 18 18 18 18**	**118**	.	
Ohne Stromwirkung	5 5 5 4 5 4	33	4 2 2 2 1 2	18	6 6 7 5 6 6	42	12 10 10 10 10 10	
Bei „	**5 5 5 5 5 6**	**37**	**3 3 3 3 3 3**	**24**	**10 10 12 10 10 10**	**65**	**10 10 10 12 10 12**	[illegible]
Ohne „	5 4 4 4 4 4	30	2 1 1 1 1 1	9	6 6 6 6 6 6	42	10 10 10 10 10 10	
Bei „	**5 5 5 5 5 5**	**36**	**2 3 4 2 2 2**	**21**	.	.	**10 10 10 12 10 10**	[illegible]
Nach 30 Minuten	**3 3 3 3 3 3**	**21**	.	.	.	.	**10 8 8 10 10 10**	[illegible]
Ohne Stromwirkung	3 3 2 2 3 2	18	2 2 1 0 1 1	10	.	.	8 6 6 8 6 6	
Bei „	**3 3 3 3 4 3**	**23**	**2 2 2 1 2 2**	**15**	.	.	**8 6 6 6 6 6**	[illegible]
Ohne „	3 3 2 3 2 2	18	2 1 0 0 0 1	5	.	.	4 4 4 2 2 4	
Bei „	.	.	.	.	.	.	**4 4 6 6 6 6**	[illegible]
Ohne „	.	.	.	.	.	.	4 4 6 2 4 4	
Bei „	.	.	.	.	.	.	.	
Nach 1 Stunde	.	.	.	.	.	.	.	
Ohne Stromwirkung	.	.	.	.	.	.	.	
Bei „	.	.	.	.	.	.	.	
Nach 1 Stunde	.	.	.	.	.	.	.	
Ohne Stromwirkung	.	.	.	.	.	.	.	
Bei „	.	.	.	.	.	.	.	
Ohne „	.	.	.	.	.	.	.	
Nach 12 Stunden	.	.	.	.	.	.	.	
Bei Stromwirkung	.	.	.	.	.	.	.	
Ohne „	.	.	.	.	.	.	.	

Tabelle III.

XVIII. Elodea canadensis. Von Basis zur Spitze. 0,0125 Amp. 14,5° C.		XIX. Elodea canadensis. Von Spitze zur Basis. 0,0125 Amp. 14,5° C.		XX. Ceratophyllum demersum. Von Basis zur Spitze. 0,0125 Amp. 14,5° C.		XXI. Ceratophyllum demersum. Von Spitze zur Basis. 0,0125 Amp. 14,5° C.	
19 19 19 19 19	100	27 27 27 27 27 27	100	10 10 10 10 10 10	100	44 44 44 44 44 44	100
33 32 30 32 29	163	41 38 35 35 35 34	185	27 28 25 24 21 19	240	72 69 57 60 63 62	145
.	.	.	.	.	.	.	.
12 11 10 10 10	53	21 20 20 20 20 20	75	10 9 7 6 7 7	77	54 41 41 35 37 37	93
24 26 24 24 22	128	36 39 40 40 39 38	148	17 16 15 14 17 15	157	73 71 74 69 73 65	178
10 9 9 10 10	51	22 17 17 15 17 18	65	7 6 6 5 4 5	55	46 39 36 41 37 40	91
26 22 22 22 24	122	34 39 38 36 34 33	182	18 18 19 16 16 20	178	56 70 68 68 64 68	180
.	.	.	.	.	.	1 1 0 1 0 1	15
11 9 10 9 9	53	20 18 17 17 17 15	64	6 5 5 5 6 6	55	0 0 0 0 0 0	0
25 24 22 23 23	125	36 37 37 34 33 32	129	15 16 16 15 14 14	150	0 0 0 0 0 0	0
.	.	23 22 19 24 24 23	87	9 9 9 9 9 9	90	.	.
11 8 8 8 8	47	15 10 10 11 11 13	43	5 5 3 3 3 3	37	0 0 0 0 0 0	0
19 14 22 21 22	102	24 28 28 27 22 22	93	12 13 13 12 9 9	123	.	.
3 3 4 4 6	22	12 11 11 12 13 11	43	6 4 4 4 3 3	40	.	.
19 14 16 16 16	84	24 25 24 25 24 25	90	.	.	.	.
11 11 11 11 11	58	20 20 21 20 20 20	75	.	.	.	.
5 4 4 3 4	23	10 7 6 7 8 8	28	.	.	.	.
14 16 16 14 14	74	11 14 14 11 17 17	52	.	.	.	.
5 4 4 4 4	25	11 8 9 8 9 8	33	.	.	.	.
15 18 16 16 16	82	.	.	.	.	.	.
4 4 4 4 3	21	.	.	.	.	.	.
16 16 16 16 16	84	.	.	.	.	.	.
11 12 11 12 12	61	.	.	.	.	.	.
5 4 5 4 5	27	.	.	.	.	.	.
12 15 15 15 15	74	.	.	.	.	.	.
6 6 7 7 7	84	.	.	.	.	.	.
4 3 3 3 3	18	.	.	.	.	.	.
7 8 8 8 8	41	.	.	.	.	.	.
4 3 4 3 4	19	.	.	.	.	.	.
2 2 2 2 2	11	.	.	.	.	.	.
7 7 7 7 7	38	.	.	.	.	.	.
3 2 1 2 2	12	.	.	.	.	.	.

Nr. des Versuches:	XXII.		XXIII.	
Versuchspflanze:	**Elodea canadensis.**		**Elodea canadensis.**	
Stromrichtung:	Von Basis zur Spitze.		Von Spitze zur Basis.	
Stromstärke:	0,0200 Amp.		0,0200 Amp.	
Temperatur:	14,5° C.		14,5° C.	
Ohne Stromwirkung	16 16 16 16 16 16	100	10 10 10 10 10 10	100
Bei "	**32 28 28 20 20 20**	**154**	**17 17 14 15 13 13**	**148**
Ohne "	12 12 12 12 12 8	71	9 9 7 2 1 1	48
Bei "	**24 16 20 16 12 12**	**104**	**2 3 3 3 3 3**	**28**
Ohne "	8 4 4 4 4 4	29	1 0 1 1 1 1	8
Bei "	**12 16 16 12 12 12**	**83**	**2 2 2 2 3 3**	**23**
Nach 15 Minuten	8 8 12 8 8 8	54	1 1 1 1 1 0	8
Ohne Stromwirkung	5 6 5 6 5 5	33	0 0 0 0 0 0	0
Bei "	**12 12 8 8 8 8**	**58**	**0 0 0 0 0 0**	**0**
Ohne "	5 4 5 5 4 5	29	.	.
Bei "	**5 6 6 5 6 5**	**34**	.	.
Ohne "	1 1 1 1 1 1	6	.	.
Bei "	.	.	.	.
Ohne "	.	.	.	.
Nach 1 Stunde	.	.	.	.
Bei Stromwirkung	.	.	.	.
Ohne "	.	.	.	.

Tabelle IV.

XXIV. ratophyllum demersum. on Basis zur Spitze. 0,0200 Amp. 15° C.		XXV. Ceratophyllum demersum. Von Basis zur Spitze. 0,0200 Amp. 14,5° C.		XXVI. Ceratophyllum demersum. Von Spitze zur Basis. 0,0200 Amp. 15° C.	
9 19 19 19 19 19	100	36 36 36 36 36 36	100	10 10 10 10 10 10	100
7 44 40 40 40 37	208	74 75 75 74 69 70	203	28 27 25 21 21 21	288
0 16 13 12 11 6	92	34 22 21 19 20 18	62	2 0 1 1 1 2	12
6 25 23 21 18 21	118	40 44 42 46 39 39	116	15 16 15 14 13 13	148
1 10 8 8 8 8	46	24 16 14 13 12 11	42	2 1 2 0 0 0	8
3 16 16 17 16 15	82	23 23 23 24 20 20	62	0 2 1 2 1 1	12
1 1 0 0 0 0	2	.	.	.	.
0 0 0 0 0 0	0	17 9 8 6 0 0	19	1 0 0 0 0 0	2
0 0 0 0 0 0	0	6 6 5 5 4 4	14	.	.
0 0 0 0 0 0	0	2 1 1 0 1 1	3	.	.
.	.	7 5 4 4 3 2	11	.	.
.	.	1 0 0 1 0 0	0.1	.	.
.	.	4 4 4 5 3 4	12	.	.
.	.	1 1 0 1 0 0	1	.	.
.	.	0 1 0 1 0 1	1	.	.
.	.	7 8 7 8 6 6	20	.	.
.	.	1 1 1 2 1 1	3	.	.

Nr. des Versuches:	XXVII.		XXVIII.		XXIX.	
Versuchspflanze:	**Elodea canadensis.**		**Elodea canadensis.**		**Ceratophyllum [illegible]**	
Stromrichtung:	Von Basis zur Spitze.		Von Spitze zur Basis.		Von Basis zur [illegible]	
Stromstärke:	0,0450 Amp.		0,0450 Amp.		0,0450 Amp.	
Temperatur:	14° C.		14° C.		15° C.	
Ohne Stromwirkung	20 20 20 20 20 20	100	17 17 17 17 17 17	100	12 12 12 12 12 12	[illegible]
Bei „	**32 33 32 31 33 33**	163	**28 28 26 25 24 23**	151	**26 24 14 8 6 4**	114
Ohne „	12 13 13 12 13 13	63	10 10 8 9 9 9	54	2 1 0 1 2 2	11
Bei „	**19 18 19 19 18 19**	93	**10 11 10 10 9 9**	58	**7 8 7 7 8 7**	61
Ohne „	12 12 12 12 12 12	60	9 8 8 7 8 7	46	1 1 1 2 1 1	[illegible]
Nach 12 Stunden	.	.	.	.	0 1 1 0 0 1	4
Bei Stromwirkung	**14 15 15 14 15 15**	72	**8 9 9 9 8 8**	50	**2 3 3 4 3 2**	24
Ohne „	8 8 8 8 8 8	40	7 8 7 8 7 7	43	1 0 1 0 0 0	3
Bei „	**12 12 12 12 12 12**	60	**10 9 9 8 9 8**	52	**2 3 3 3 3 3**	24
Nach 15 Minuten	**6 7 6 6 6 6**	31	.	.	.	.
Ohne Stromwirkung	6 5 5 6 5 5	27	6 6 6 6 5 5	33	0 0 0 0 0 0	0
Nach 2 Stunden	.	.	.	.	0 0 0 0 0 0	0
Bei Stromwirkung	**8 8 8 6 6 8**	40	**7 6 5 5 6 5**	33	**0 0 0 0 0 0**	0
Ohne „	5 4 7 4 7 4	26	5 5 4 4 4 5	26	0 0 0 0 0 0	0
Nach 12 Stunden	.	.	.	.	.	
Bei Stromwirkung	**7 7 6 6 7 6**	33	**6 5 5 5 5 5**	30	.	.
Nach 15 Minuten	**1 1 1 2 1 1**	6	**0 0 0 1 0 1**	2	.	.
Ohne Stromwirkung	1 1 1 0 1 1	4	0 0 0 1 0 0	1	.	.
Bei „	**1 1 1 1 1 1**	5	.	.	.	.
Ohne „	1 1 0 1 0 1	1	.	.	.	.
Nach 4 Stunden	.	.	.	.	.	.

Tabelle V.

XXX. **Ceratophyllum demersum.** Von Spitze zur Basis. 0,0450 Amp. 14,5° C.		XXXI. **Elodea canadensis.** Von Spitze zur Basis. 0,0500 Amp. 14,5° C.		XXXII. **Ceratophyllum demersum.** Von Basis zur Spitze. 0,0500 Amp. 14,5° C.	
36 36 36 36 36 36	100	18 18 18 18 18 18	100	12 12 12 12 12 12	100
80 83 83 86 85 82	**231**	**32 44 42 36 34 28**	**200**	**23 24 25 23 18 17**	**167**
38 24 24 22 21 21	69	16 14 14 12 14 14	78	6 5 5 5 4 5	42
40 28 4 4 3 4	**38**	**24 16 14 12 14 16**	**80**	**6 7 7 9 8 8**	**68**
4 2 2 2 1 1	6	8 10 10 8 8 12	52	6 6 6 6 7 5	42
.	.	.	.	.	.
2 3 3 3 3 3	**8**	**14 18 18 16 16 16**	**91**	**9 10 13 9 10 7**	**80**
1 0 0 0 0 0	0,5	12 12 10 10 8 10	57	1 0 1 0 1 0	4
1 1 2 1 1 2	**4**	**14 14 16 14 14 14**	**80**	**9 6 3 2 1 3**	**32**
.	.	**10 10 10 10 10 10**	**56**	.	.
0 0 0 0 0 0	0	8 6 6 6 4 4	32	1 0 1 0 1 0	4
0 0 0 0 0 0	0	.	.	.	.
.	.	**6 8 8 6 6 6**	**37**	**2 1 3 1 1 1**	**18**
.	.	4 6 6 4 2 2	22	1 0 0 0 0 0	1
.	.	.	.	0 0 0 0 0 0	0
.	.	**10 8 8 6 6 6**	**41**	.	.
.	.	**4 4 4 4 4 4**	**22**	.	.
.	.	2 3 2 3 2 3	14	.	.
.	.	**4 4 2 4 4 2**	**19**	.	.
.	.	2 3 2 3 2 2	13	.	.
.	.	0 0 0 0 0 0	0	.	

Einwirkung eines gleichmäßigen elektrischen Feld…

Versuchspflanzen.	Mittlere Blasenzahl pro Minute ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei Stromwirkung	Mittlere Blasenzahl pro Minute ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute ohne Stromwirkung.
Nr. 1	100	**112**	109	**117**	97	**90**	94
2	"	**115**	120	**125**	120	**120**	122
3	"	**98**	107	**112**	120	**118**	127
4	"	**95**	93	**95**	95	**97**	104
5	"	**89**	96	**95**	95	**95**	95
6	"	**125**	107	**107**	112	**112**	121
7	"	**126**	135	**124**	124	**113**	116
8	"	**113**	121	**125**	144	**150**	150
9	"	**103**	89	**106**	103	**103**	119
10	"	**93**	117	**93**	108	**108**	108
11	"	**105**	140	**145**	185	**216**	185
12	"	**95**	100	**98**	100	**95**	100
13	"	**100**	104	**106**	104	**104**	108
14	"	**100**	97	**117**	118	**122**	127
15	"	**104**	93	**99**	92	**90**	84
16	"	**103**	102	**100**	103	**98**	99
17	"	**95**	100	**103**	110	**114**	117
18	"	**97**	94	**84**	85	**85**	84
19	"	**101**	105	**105**	105	**101**	83
20	"	**84**	76	**74**	71	**75**	68

Elodea canadensis. Temperatur 14—15,5° C.

f die senkrecht zu den Stromlinien stehenden Pflanzen. Tabelle VI.

Mittlere Blasenzahl pro Minute bei Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute ohne Stromwirkung.	Querschnitt des vom Strome durchflossenen Wassers in qcm.	Stromstärke in Milliampere.	Stromdichte in Milliampere pro qcm.	Endgültige Veränderung der mittleren Blasenzahl.
94	99	99	100	63	0,5	0,008	0
118	130	135	142	35	,,	0,014	+ 42
124	121	120	115	35	,,	,,	+ 15
110	113	116	114	35	,,	,,	+ 14
105	113	113	113	63	5	0,08	+ 18
100	118	123	124	63	7	0,11	+ 24
112	115	105	105	35	,,	0,2	+ 5
173	183	142	155	63	8	0,13	+ 55
125	128	128	119	63	9	0,14	+ 19
117	110	108	117	35	,,	0,26	+ 17
195	190	185	170	63	12	0,19	+ 70
91	105	105	109	14	,,	0,85	+ 9
104	112	108	104	14	,,	,,	+ 4
127	127	122	127	63	15	0,24	+ 27
94	89	84	71	14	,,	1,07	— 29
98	96	96	98	63	18	0,29	— 2
115	117	110	117	63	,,	,,	+ 17
84	82	81	82	35	,,	0,51	— 18
77	75	77	77	35	,,	0,51	— 23
70	69	69	68	14	,,	1,28	— 32

Einwirkung eines gleichmäßigen elektrischen Feld[es]

Versuchspflanzen.	Kontrollpflanzen.	Mittlere Blasenzahl pro Minute am Anfange des Versuches ohne Stromwirkung = 100 gesetzt.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach einer Stromwirkung von 4 Minuten.	Mittlere Blasenzahl pro Minute während 4 Minuten ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach der Anfangsperiode in %.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach einer 4stündigen Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach der Unterbrechung der Stromwirkung.
Nr.	Nr.							
1	.	100	104	106	108	+ 8	111	101
.	1	100	.	.	.	.	94	.
2	.	"	103	102	101	+ 1	106	105
.	2	"	.	.	.	.	100	.
3	.	"	103	101	100	0	100	100
.	3	"	.	.	.	.	95	.
4	.	"	103	101	104	+ 4	111	108
.	4	"	.	.	.	.	93	.
5	.	"	101	103	99	— 1	113	114
.	5	"	.	.	.	.	100	.
6	.	"	103	100	100	0	100	100
.	6	"	.	.	.	.	90	.
7	.	"	109	109	114	+ 14	107	111
.	7	"	.	.	.	.	96	.
8	.	"	101	101	103	+ 3	103	114
.	8	"	.	.	.	.	100	.
9	.	"	102	100	103	+ 3	103	108
.	9	"	.	.	.	.	91	.
10	.	"	102	105	101	+ 1	112	113
.	10	"	.	.	.	.	96	.
11	.	"	114	106	106	+ 6	95	97
.	11	"	.	.	.	.	100	.
12	.	"	93	100	100	0	96	100
.	12	"	.	.	.	.	100	.
13	.	"	103	101	99	— 1	92	97
.	13	"	.	.	.	.	100	.
14	.	"	104	106	106	+ 6	100	99
.	14	"	.	.	.	.	100	.

Elodea canadensis. Temperatur 14—15,5° C.

die zu den Stromlinien senkrecht stehenden Pflanzen. Tabelle VII.

Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 4stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach einer 6stündigen Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Endgültige absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen.	Querschnitt des vom Strome durchflossenen Wassers.	Stromstärke in Milliampere.	Stromdichte in Milliampere pro qcm.
+ 11 − 6	+ 17	. .	. .	. .	.	63	0,5	0,008
+ 6 0	+ 6	110 100	110 .	+ 10 0	+ 10	„	„	„
0 − 5	+ 5	107 95	107 .	+ 7 − 5	+ 12	„	„	„
+ 11 − 7	+ 18	113 100	112 .	+ 13 0	+ 13	„	6	0,095
+ 13 0	+ 13	114 100	110 .	+ 14 0	+ 14	„	„	„
0 − 10	+ 10	122 105	122 .	+ 22 + 5	+ 17	„	„	„
+ 7 − 4	+ 11	115 100	115 .	+ 15 0	+ 15	„	„	„
+ 3 0	+ 3	123 105	125 .	+ 23 + 5	+ 18	„	„	„
+ 3 − 9	+ 12	127 110	133 .	+ 27 + 10	+ 17	„	„	„
+ 12 − 4	+ 16	. .	. .	. .	.	„	7	0,11
− 5 0	− 5	75 100	83 .	− 25 0	− 25	„	10	0,16
− 4 0	− 4	88 100	85 .	− 12 0	− 12	„	„	„
− 8 0	− 8	70 89	70 .	− 30 − 11	− 19	„	11	0,17
0 0	0	81 96	79 .	− 19 − 4	− 15	„	„	„

Einwirkung eines gleichmäßigen elektrischen Felde[s]

Versuchspflanzen.	Kontrollpflanzen.	Mittlere Blasenzahl pro Minute am Anfange des Versuches ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Mittlere Blasenzahl pro Minute während 4 Minuten ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach der Anfangsperiode.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach einer 2stündigen Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach ...
Nr.	Nr.								
1	.	100	99	105	95	— 5	84	— 16	— 16
.	1	100	.	.	.	.	100	0	
2	.	„	100	100	96	— 4	85	— 15	— 15
.	2	„	.	.	.	.	100	0	
3	.	„	110	105	98	— 2	100	0	0
.	3	„	.	.	.	.	100	0	
4	.	„	93	89	89	— 11	71	— 29	— 16
.	4	„	.	.	.	.	87	— 13	
5	.	„	100	95	90	— 10	80	— 20	— 20
.	5	„	.	.	.	.	100	0	
6	.	„	96	93	91	— 9	91	— 9	— 9
.	6	„	.	.	.	.	100	0	
7	.	„	98	100	100	0	86	— 14	— 14
.	7	„	.	.	.	.	100	0	
8	.	„	93	90	95	— 5	83	— 17	— 17
.	8	„	.	.	.	.	100	0	
9	.	„	96	97	97	— 3	83	— 17	— 17
.	9	„	.	.	.	.	100	0	
10	.	„	99	103	103	+ 3	97	— 3	— 3
.	10	„	.	.	.	.	100	0	
11	.	„	100	104	117	+ 17	100	0	— 13
.	11	„	.	.	.	.	113	+ 13	
12	.	„	99	104	105	+ 5	96	— 4	— 4
.	12	„	.	.	.	.	100	0	
13	.	„	99	100	100	0	87	— 13	— 13
.	13	„	.	.	.	.	100	0	
14	.	„	108	107	118	+ 18	104	+ 4	— 2
.	14	„	.	.	.	.	106	+ 6	
15	.	„	101	103	103	+ 3	106	+ 6	— 7
.	15	„	.	.	.	.	113	+ 13	
16	.	„	103	106	103	+ 3	93	— 7	— 7
.	16	„	.	.	.	.	100	0	
17	.	„	107	113	111	+ 11	109	+ 9	+ 2
.	17	„	.	.	.	.	107	+ 7	
18	.	„	109	109	109	+ 9	105	+ 5	— 2
.	18	„	.	.	.	.	93	— 7	
19	.	„	104	109	100	0	113	+ 13	— 1
.	19	„	.	.	.	.	114	+ 14	
20	.	„	104	100	100	0	86	— 14	— 14
.	20	„	.	.	.	.	100	0	

Elodea canadensis. Temperatur 14—15,5° C.

f die senkrecht zu den Stromlinien stehenden Pflanzen. Tabelle VIII.

Minute nach einer 2stündigen Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach einer 2stündigen Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach einer 6stündigen Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Endgültige absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Querschnitt des vom Strome durchflossenen Wassers in qcm.	Stromstärke in Milliampere.	Stromdichte in Milliampere pro qcm.
85 00	— 15 0	—15	89 100	— 11 0	—11	81 .	35	15	0,43
85 00	— 15 0	—15	83 100	— 17 0	—17	83 .	”	”	”
93 00	— 7 0	— 7	92 100	— 8 0	— 8	90 .	”	”	”
84 00	— 16 0	—16	80 100	— 20 0	—20	81 .	”	”	”
80 00	— 20 0	—20	75 100	— 15 0	—15	75 .	”	”	”
89 00	— 11 0	—11	85 100	— 15 .	—15	87 .	”	”	”
86 00	— 14 0	—14	83 100	— 17 0	—17	86 .	”	”	”
80 00	— 20 0	—20	79 100	— 21 0	—21	88 .	”	”	”
78 00	— 22 0	—22	76 100	— 24 0	—24	77 .	”	”	”
86 00	— 14 0	—14	76 100	— 24 0	—24	77 .	”	”	”
96 13	— 4 + 13	—17	88 113	— 12 0	—12	92 .	63	”	0,24
88 00	— 12 0	—12	94 109	— 6 + 9	—15	97 .	”	”	”
86 00	— 14 0	— 14	90 105	— 10 + 5	—15	96 .	”	”	”
90 00	— 10 0	—10	104 106	+ 4 + 6	— 2	97 .	”	”	”
85 00	— 15 0	—15	75 100	— 25 0	—25	75 .	”	”	”
06 02	+ 6 + 2	+ 4	97 102	— 3 + 2	— 5	100 .	”	”	”
08 07	+ 8 + 7	+ 1	97 107	— 3 + 7	—10	99 .	”	”	”
91 93	— 9 — 7	— 2	77 93	— 23 — 7	—16	77 .	”	”	”
87 00	— 13 0	—18	83 100	— 17 0	—17	85 .	”	”	”
86 00	— 14 0	—14	86 100	— 14 0	—14	86 .	”	”	”

Einwirkung eines gleichmäßigen elektrischen Feldes

Versuchspflanzen.	Kontrollpflanzen.	Mittlere Blasenzahl pro Minute am Anfange des Versuches ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Mittlere Blasenzahl pro Minute während 4 Minuten ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach der Anfangsperiode.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach einer 2 stündigen Stromeinwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach Einleitung der Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach [illegible]
Nr.	Nr.										
1		100	97	91	90	— 10	84	85	93	— 16	—2
.	1	100	.	.	.	.	105	.	.	— 5	
2	.	„	96	95	93	— 7	61	59	60	— 39	—3
.	2	„	.	.	.	.	100	.	.	0	
3	.	„	91	93	100	0	100	100	96	0	—1
.	3	„		.	.	.	114	.	.	+ 14	
4	.	„	95	96	96	— 4	76	79	78	— 24	—3
.	4	„	.	.	.	.	107	.	.	+ 7	
5	.	„	98	98	98	— 2	79	84	83	— 21	—2
.	5	„	.	.	.	.	101			+ 1	
6	.	„	99	98	100	0	98	98	100	+ 2	—1
.	6	„	.	.	.	.	108	.		+ 8	
7		„	93	96	96	— 4	100	107	103	0	
.	7	„		.	.	.	100	.	.	0	
8	.	„	110	97	100	0	76	64	64	— 24	
	8	„	.	.	.	.	85	.	.	— 15	
9		„	94	94	92	— 8	66	68	66	— 34	—3
	9	„	.	.	.	.	103	.	.	+ 3	
10	.	„	91	87	86	— 14	50	52	53	— 50	—5
.	10	„		.	.	.	102	.	.	+ 2	
11	.	„	115	102	98	— 2	65	56	71	— 35	—2
.	11	„		.	.	.	93	.		— 7	
12	.	„	103	97	104	+ 4	140	139	140	+ 40	—2
.	12	„	.	.	.	.	120	.	.	+ 20	
13	.	„	91	94	96	— 4	128	133	127	+ 28	+
.	13	„	.	.	.	.	123	.	.	+ 23	
14		„	95	99	99	— 1	92	96	96	— 8	—
.	14	„	.	.	.	.	100	.	.	0	
15		„	98	96	96	— 4	80	80	86	— 20	—2
.	15	„	.	.	.	.	103	.	.	+ 3	

Elodea canadensis. Temperatur 12,5—14° C.

uf die senkrecht zu den Stromlinien stehenden Pflanzen. Tabelle IX.

… nach 2stündiger Stromwirkung	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach Einleitung der Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 2 stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach 6stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach Einleitung der Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach 12 Stunden ohne Stromeinwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Endgültige absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen.	Querschnitt des vom Strome durchflossenen Wassers in qcm.	Stromstärke in Milliampere.	Stromdichte in Milliampere pro qcm.
63	63	63	— 37	— 37	60	61	61	62	— 40	— 45	63	18	0,29
00	.	.	0		105	.	.	.	+ 5				
56	56	56	— 44	— 54	53	53	53	54	— 47	— 57	„	„	„
10	.	.	+ 10		110	.	.	.	+ 10				
92	96	97	— 8	— 22	57	49	57	58	— 43	— 41	„	„	„
14	.	.	+ 14		98	.	.	.	— 2				
76	78	79	— 24	— 23	58	61	60	64	— 42	— 42	„	„	„
99	.	.	— 1		100	.	.	.	0				
76	82	84	— 24	— 19	59	61	60	67	— 41	— 39	„	„	„
95	.	.	— 5		98	.	.	.	— 2				
98	102	101	— 2	— 16	54	50	54	62	— 46	— 48	„	19	0,30
14	.	.	+ 14		102	.	.	.	+ 2				
96	100	103	— 14	— 8	57	57	57	64	— 43	— 42	„	„	„
94	.	.	— 6		99	.	.	.	— 1				
74	72	72	— 26	— 20	76	76	74	79	— 24	— 45	„	„	„
94	.	.	— 6		121	.	.	.	+ 21				
65	65	65	— 35	— 29	57	64	57	64	— 43	— 45	„	„	„
94	.	.	— 6		102	.	.	.	+ 2				
33	46	47	— 67	— 66	46	53	47	60	— 54	— 52	„	„	„
99	.	.	— 1		102	.	.	.	+ 2				
38	66	65	— 32	— 22	68	66	66	77	— 32	— 32	„	„	„
90	.	.	— 10		100	.	.	.	0				
61	83	82	— 19	— 26	74	74	75	83	— 26	— 36	„	20	0,33
97	.	.	+ 7		110		.		+ 10				
18	113	118	+ 18	— 2	54	50	52	56	— 46	— 41	„	„	„
20	.	.	+ 20		95	.	.	.	— 5				
34	86	86	— 16	— 41	75	73	75	84	— 25	— 48	„	„	„
25	.	.	+ 25		123	.	.	.	+ 23				
90	82	80	— 20	— 28	64	61	65	65	— 36	— 47	„	„	„
98	.	.	+ 8		111	.	.	.	+ 11				

Einwirkung eines gleichmäßigen elektrischen Fel

Versuchspflanzen.	Kontrollpflanzen.	Mittlere Blasenzahl pro Minute am Anfange des Versuches ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Mittlere Blasenzahl pro Minute während 4 Minuten ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach der Anfangsperiode.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach 2stündiger Stromeinwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs-
Nr.	Nr.								
1	.	100	**98**	93	**87**	**— 13**	**62**	— 38	} —
.	**1**	100	.	.	.	.	100	0	
2	.	„	**101**	102	**106**	**+ 6**	**61**	— 39	} —
.	**2**	„	.	.	.	.	97	— 3	
3	.	„	**103**	96	**94**	**— 6**	**81**	— 19	} —
.	**3**	„	.	.	.	.	104	+ 4	
4	.	„	**100**	98	**95**	**— 5**	**37**	— 63	} —
.	**4**	„	.	.	.	.	100	0	
5	.	„	**99**	92	**96**	**— 4**	**82**	— 18	} —
.	**5**	„	.	.	.	.	108	+ 8	
6	.	„	**97**	94	**86**	**— 14**	**71**	— 29	} —
.	**6**	„	.	.	.	.	100	0	
7	.	„	**102**	103	**102**	**+ 2**	**79**	— 21	} —
.	**7**	„	.	.	.	.	100	0	
8	.	„	**100**	102	**100**	**0**	**100**	0	} —
.	**8**	„	.	.	.	.	125	+ 25	
9	.	„	**100**	96	**100**	**0**	**96**	— 4	} —
.	**9**	„	.	.	.	.	114	+ 14	
10	.	„	**97**	100	**101**	**+ 1**	**100**	0	} —
.	**10**	„	.	.	.	.	124	+ 24	

Elodea canadensis. Temperatur 13—15° C.

die senkrecht zu den Stromlinien stehenden Pflanzen. Tabelle X.

…wirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 12stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach 6stündiger Stromeinwirkung.	Mittlere Blasenzahl pro Minute nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Endgültige absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen.	Mittlere Blasenzahl nach 12 Stunden ohne Stromeinwirkung	Querschnitt des vom Strome durchflossenen Wassers in qcm.	Stromstärke in Milliampere.	Stromdichte in Milliampere pro qcm.
73	— 27	— 39	27	33	— 73	— 96	66	35	18	0,51
12	+ 12		123	.	+ 23		.			
81	— 39	— 36	57	59	— 43	— 43	61	”	”	”
97	— 3		100	.	0		.			
60	— 40	— 51	63	64	— 37	— 41	65	”	20	0,57
11	+ 11		104	.	+ 4		.			
33	— 67	— 67	21	20	— 79	— 79	21	”	”	”
00	0		100	.	0		.			
66	— 44	— 55	67	67	— 33	— 33	73	”	”	”
11	+ 11		100	.	0		.			
54	— 46	— 40	22	23	— 78	— 72	24	”	”	”
06	+ 6		94	.	— 6		.			
53	— 47	— 49	32	33	— 68	— 73	38	”	”	”
102	+ 2		105	.	+ 5		.			
58	— 42	— 40	57	57	— 43	— 41	60	”	”	”
98	— 2		98	.	— 2		.			
92	— 8	— 22	82	80	— 18	— 54	82	”	”	”
114	+ 14		136	.	+ 36		.			
96	— 4	— 28	40	42	— 40	— 48	44	”	”	”
124	+ 24		108	.	+ 8		.			

Einwirkung eines gleichmäßigen elektrischen Feld

Versuchspflanzen.	Kontrollpflanzen.	Mittlere Blasenzahl am Anfange des Versuches ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Mittlere Blasenzahl während 4 Minuten ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Mittlere Blasenzahl während 4 Minuten ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen am Schlusse der Anfangsperiode.	Mittlere Blasenzahl nach 1stündiger Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 1stündiger Stromwirkung.
Nr.	Nr.										
1	.	100	113	111	111	117	119	+ 19	96	— 4	+ 1
.	1	100	.	.	.	.	.	.	95	— 5	
2	.	„	110	107	112	123	122	+ 22	117	+ 17	+ 3
.	2	„	.	.	.	.	.	.	114	+ 14	
3	.	„	90	89	99	91	94	— 6	90	— 10	— 10
.	3	„	.	.	.	.	.	.	100	0	
4	.	„	106	113	132	124	124	+ 24	120	+ 20	0
.	4	„	.	.	.	.	.	.	120	+ 20	
5	.	„	99	103	105	104	100	0	101	+ 1	+ 1
.	5	„	.	.	.	.	.	.	100	0	
6	.	„	99	106	102	82	87	— 13	89	— 11	— 11
.	6	„	.	.	.	.	.	.	100	0	
7	.	„	88	78	68	64	63	— 37	71	— 29	— 29
.	7	„	.	.	.	.	.	.	100	0	
8	.	„	88	85	80	76	73	— 27	71	— 29	— 29
.	8	„	.	.	.	.	.	.	100	0	
9	.	„	100	106	104	99	87	— 13	62	— 38	— 52
.	9	„	.	.	.	.	.	.	114	+ 14	
10	.	„	109	112	102	91	90	— 10	49	— 51	— 26
.	10	„	.	.	.	.	.	.	75	— 25	
11	.	„	99	87	99	95	101	+ 1	105	+ 5	— 8
.	11	„	.	.	.	.	.	.	113	+ 13	
12	.	„	100	100	105	102	109	+ 9	95	— 5	— 5
.	12	„	.	.	.	.	.	.	100	0	
13	.	„	83	83	85	85	81	— 19	100	0	— 10
.	13	„	.	.	.	.	.	.	90	— 10	
14	.	„	106	100	101	104	117	+ 17	99	— 1	— 1
.	14	„	.	.	.	.	.	.	100	0	
15	.	„	115	118	115	115	115	+ 15	94	— 6	— 16
.	15	„	.	.	.	.	.	.	110	+ 10	
16	.	„	83	90	100	192	96	— 4	100	0	— 17
.	16	„	.	.	.	.	.	.	117	+ 17	

Elodea canadensis. Temperatur 13,5—15° C.

f die senkrecht zu den Stromlinien stehenden Pflanzen. Tabelle XI.

und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 1stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach 2stündiger Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 2stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach 6stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Endgültige absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen.	Mittlere Blasenzahl in 2 Stunden nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl in 12 Stunden nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Querschnitt des vom Strome durchflossenen Wassers in qcm	Stromstärke in Milliampere.	Stromdichte in Milliampere pro qcm.
0 8	−18	73 109	−27 +9	−36	55 135	54 .	−45 +35	−80	57 .	65 .	63	38	0,6
7 4	+3	73 114	−27 +14	−41	53 125	52 .	−47 +25	−72	52 .	73 .	,,	,,	,,
7 0	−37	54 100	−46 0	−46	46 100	46 .	−54 0	−54	47 .	48 .	,,	40	0,64
4 5	−1	98 125	−2 +25	−27	80 125	81 .	−20 +25	−45	83 .	85 .	,,	,,	,,
2 0	+2	96 110	−4 +10	−14	37 110	40 .	−63 +10	−73	47 .	47 .	,,	,,	,,
3 2	−19	84 122	−16 +22	−38	53 150	53 .	−47 +50	−97	55 .	56 .	,,	,,	,,
6 0	−46	48 100	−52 0	−52	32 100	34 .	−68 0	−68	35 .	39 .	,,	42	0,67
6 2	−34	56 101	−44 +1	−45	17 115	18 .	−83 +15	−98	17 .	17 .	,,	,,	,,
8 4	−52	45 100	−55 0	−55	25 100	27 .	−75 0	−75	34 .	36 .	,,	45	0,71
17 2	−49	52 100	−48 0	−48	34 132	38 .	−66 +32	−98	41 .	68 .	,,	,,	,,
4 6	−20	67 130	−33 +30	−63	26 118	23 .	−74 +18	−92	24 .	24 .	,,	46	0,73
6 0	−6	76 100	−24 0	−24	10 80	10 .	−90 −20	−70	10 .	5 .	,,	,,	,,
12 13	−29	60 83	−40 −17	−23	12 83	17 .	−88 −17	−71	19 .	33 .	,,	,,	,,
0 0	0	61 100	−39 0	−39	11 100	11 .	−89 0	−89	11 .	13 .	,,	,,	,,
27 5	−32	70 101	−30 +1	−31	29 100	23 .	−71 0	−71	24 .	27 .	,,	48	0,76
27 17	−44	55 117	−45 +17	−62	33 114	30 .	−67 +14	−81	30 .	30 .	,,	,,	,,

Einwirkung eines gleichmäßigen elektrischen Feld[es]

Versuchspflanzen.	Kontrollpflanzen.	Mittlere Blasenzahl am Anfange des Versuches ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Mittlere Blasenzahl während 4 Minuten nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl während einer Stromwirkung von 4 Minuten	Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen am Schlusse der Anfangsperiode.	Mittlere Blasenzahl nach 1stündiger Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 1stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach 1stündiger Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der ...
Nr.	Nr.											
1	.	100	110	102	110	+ 10	113	+ 13	+ 6	97	− 3	—
.	1	100	.	.	.	.	107	+ 7		107	+ 7	
2	.	„	101	101	101	+ 1	86	− 14	− 14	73	− 27	-
.	2	„	.	.	.	.	100	0		100	0	
3	.	„	102	106	105	+ 5	89	− 11	− 11	81	− 19	—
.	3	„	.	.	.	.	100	0		97	− 3	
4	.	„	113	106	103	+ 3	169	+ 69	+ 4	163	+ 63	—
.	4	„	.	.	.	.	165	+ 65		165	+ 65	
5	.	„	86	87	65	− 35	62	− 38	− 38	39	− 61	-
.	5	„	.	.	.	.	100	0		95	− 5	
6	.	„	112	107	92	− 8	89	− 11	− 3	110	+ 10	-
.	6	„	.	.	.	.	108	+ 8		108	+ 8	
7	.	„	94	81	79	− 21	47	− 53	− 53	39	− 61	—
.	7	„	.	.	.	.	100	0		97	− 3	
8	.	„	106	100	85	− 15	82	− 18	− 18	81	− 19	—
.	8	„	.	.	.	.	100	0		118	+ 18	
9	.	„	115	132	135	+ 35	143	+ 43	+ 23	69	− 31	—
.	9	„	.	.	.	.	120	+ 20		100	0	
10	.	„	84	84	84	− 16	97	− 3	− 3	76	− 24	-1
.	10	„	.	.	.	.	100	0		100	0	
11	.	„	103	101	80	− 20	82	− 18	− 18	88	− 12	—
.	11	„	.	.	.	.	100	0		125	+ 25	
12	.	„	118	125	131	+ 31	138	+ 38	+ 10	121	+ 21	—
.	12	„	.	.	.	.	128	+ 28		128	+ 28	
13	.	„	106	116	116	+ 16	132	+ 32	+ 17	25	− 75	—
.	13	„	.	.	.	.	115	+ 15		73	− 27	
14	.	„	107	111	105	+ 5	83	− 17	− 17	68	− 32	-
.	14	„	.	.	.	.	100	0		100	0	
15	.	„	97	93	72	− 28	80	− 20	− 20	88	− 12	-1
.	15	„	.	.	.	.	100	0		100	0	
16	.	„	125	120	134	+ 34	137	+ 37	+ 20	134	+ 34	-1
.	16	„	.	.	.	.	117	+ 17		117	+ 17	

Elodea canadensis. Temperatur 14—15,5° C.

… die senkrecht zu den Stromlinien stehenden Pflanzen. Tabelle XII.

	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 8stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach 8stündiger Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Endgültige absolute Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen.	Mittlere Blasenzahl in 2 Stunden nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl in 12 Stunden nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Querschnitt des vom Strome durchflossenen Wassers in qcm.	Stromstärke in Milliampere.	Stromdichte in Milliampere pro qcm.
1	— 39	— 39	28	29	— 72	— 72	30	30	35	25	0,72
0	0		100	.	0		.	.			
5	+ 15	— 42	44	50	— 56	— 56	51	57	"	"	"
7	+ 57		100	.	0		.	.			
18	— 7	— 46	40	42	— 60	— 60	52	56	"	"	"
39	+ 39		100	.	0		.	.			
97	— 3	— 3	25	25	— 75	— 75	25	25	"	"	"
00	0		100	.	0		.	.			
30	— 60	— 44	18	18	— 82	— 79	16	30	"	28	0,8
84	— 16		97	.	— 3		.	.			
58	— 42	— 50	37	37	— 63	— 71	42	42	"	"	"
08	+ 8		108	.	+ 8		.	.			
32	— 68	— 65	19	18	— 81	— 78	26	30	"	"	"
97	— 3		97	.	— 3		.	.			
53	— 47	— 47	51	49	— 49	— 67	49	49	"	"	"
00	0		118	.	+ 18		.	.			
44	— 56	— 49	37	37	— 63	— 70	42	43	"	30	0,86
07	+ 7		107	.	+ 7		.	.			
27	— 73	— 31	17	18	— 83	— 88	17	20	"	"	"
58	— 42		105	.	+ 5		.	.			
91	— 9	— 34	65	59	— 35	— 66	55	54	"	"	"
125	+ 25		131	.	+ 31		.	.			
79	— 21	— 45	40	41	— 60	— 88	45	50	"	"	"
122	+ 22		122	.	+ 22		.	.			
14	— 86	— 59	17	20	— 83	— 98	20	20	"	"	"
73	— 27		115	.	+ 15		.	.			
25	— 75	— 75	18	18	— 82	— 82	18	18	"	"	"
100	0		100	.	0		.	.			
87	— 13	— 18	16	15	— 84	— 91	15	15	"	32	0,91
100	0		107	.	+ 7		.	.			
100	0	— 17	53	53	— 47	— 64	73	76	"	"	"
117	+ 17		117	.	+ 17		.	.			

Einwirkung eines gleichmäßigen elektrischen Feld[es]

Versuchspflanzen.	Kontrollpflanzen.	Mittlere Blasenzahl am Anfange des Versuches ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Mittlere Blasenzahl während 4 Minuten nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl während einer Stromwirkung von 4 Minuten.	Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen am Schlusse der Anfangsperiode.	Mittlere Blasenzahl nach 2stündiger Stromeinwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen …
Nr.	Nr.								
1	.	100	100	100	100	0	96	— 4	— 4
.	1	100	.	.	.	.	100	0	
2	.	„	97	97	97	— 3	91	— 9	— 9
.	2	„	.	.	.	.	100	0	
3	.	„	106	112	112	+ 12	104	+ 4	+ 4
.	3	„	.	.	.	.	100	0	
4	.	„	109	114	121	+ 21	114	+ 14	+ 14
.	4	„	.	.	.	.	100	0	
5	.	„	125	118	115	+ 15	140	+ 40	— 23
.	5	„	.	.	.	.	163	+ 63	
6	.	„	100	102	109	+ 9	108	+ 8	+ 8
.	6	„	.	.	.	.	100	0	
7	.	„	95	93	89	— 11	93	— 7	— 7
.	7	„	.	.	.	.	100	0	
8	.	„	102	98	103	+ 3	101	+ 1	— 10
.	8	„	.	.	.	.	111	+ 11	
9	.	„	102	98	102	+ 2	99	— 1	— 1
.	9	„	.	.	.	.	100	0	
10	.	„	100	96	90	— 10	78	— 22	— 18
.	10	„	.	.	.	.	104	+ 4	
11	.	„	92	90	83	— 17	79	— 21	— 13
.	11	„	.	.	.	.	108	+ 8	
12	.	„	102	93	86	— 14	86	— 14	— 44
.	12	„	.	.	.	.	130	+ 30	
13	.	„	100	98	104	+ 4	88	— 12	— 12
.	13	„	.	.	.	.	100	0	
14	.	„	89	92	107	+ 7	103	+ 3	— 16
.	14	„	.	.	.	.	119	+ 19	
15	.	„	124	122	133	+ 33	142	+ 42	+ 14
.	15	„	.	.	.	.	128	+ 28	
16	.	„	98	86	90	— 10	78	— 22	— 15
.	16	„	.	.	.	.	107	+ 7	
17	.	„	124	108	98	— 2	60	— 40	— 38
.	17	„	.	.	.	.	98	— 2	
18	.	„	125	112	133	+ 33	78	— 22	— 17
.	18	„	.	.	.	.	105	+ 5	
19	.	„	112	110	106	+ 6	80	— 20	— 20
.	19	„	.	.	.	.	100	0	
20	.	„	105	126	136	+ 36	133	+ 33	+ 3
.	20	„	.	.	.	.	130	+ 30	

Elodea canadensis. Temperatur 14—15° C. Richtung des elektrischen Strome[s]:

uf die parallel zu den Stromlinien stehenden Pflanzen. Tabelle XIII.

…2 stündiger Stromeinwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 2stündiger Stromeinwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach 6 stündiger Stromeinwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Endgültige absolute Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen.	Querschnitt des vom Strome durchflossenen Wassers in qcm.	Stromstärke in Milliampere.	Stromdichte in Milliampere pro qcm.
95 106	− 5 + 6	} − 11	95 107	95 .	− 5 + 7	} − 12	63	10	0,16
94 100	− 6 0	} − 6	97 100	97 .	− 3 0	} − 3	”	”	”
109 100	+ 9 0	} + 9	85 100	85 .	− 15 0	} − 15	”	18	0,29
111 100	+ 11 0	} + 11	88 100	84 .	− 12 0	} − 12	”	”	”
120 163	+ 22 + 63	} − 41	115 163	114 .	+ 15 + 63	} − 48	”	24	0,38
110 145	+ 10 + 45	} − 35	110 145	110 .	+ 10 + 45	} − 35	”	”	”
90 100	− 10 0	} − 10	100 164	105 .	0 + 64	} − 64	”	28	0,44
110 172	+ 10 + 72	} − 52	110 172	121 .	+ 10 + 72	} − 62	”	”	”
95 109	− 5 + 9	} − 14	46 96	58 .	− 54 − 4	} − 50	”	29	0,46
84 130	− 16 + 30	} − 46	52 100	53 .	− 48 0	} − 48	”	”	”
82 120	− 18 + 20	} − 38	22 100	22 .	− 78 0	} − 78	”	30	0,48
57 130	− 43 + 30	} − 73	36 130	38 .	− 36 + 30	} − 66	”	”	”
101 170	+ 1 + 70	} − 69	64 145	81 .	− 36 + 45	} − 81	”	”	”
105 180	+ 5 + 80	} − 75	100 180	100 .	0 + 80	} − 80	”	”	”
112 172	+ 12 + 72	} − 60	106 172	110 .	+ 6 + 72	} − 66	”	”	”
81 126	− 19 + 26	} − 45	84 130	76 .	− 16 + 30	} − 46	”	”	”
84 118	− 16 + 18	} − 34	74 118	76 .	− 26 + 18	} − 42	”	35	0,56
87 106	− 13 + 6	} − 19	63 106	60 .	− 37 + 6	} − 43	”	”	”
53 100	− 47 0	} − 47	36 100	36 .	− 64 0	} − 64	”	40	0,64
95 130	− 5 + 30	} − 35	63 130	62 .	− 47 + 30	} − 77	”	”	”

von Basis zur Spitze der Pflanzenzweige.

Einwirkung eines gleichmäßigen elektrischen Feldes a[illegible]

Versuchspflanzen.	Kontrollpflanzen.	Mittlere Blasenzahl am Anfange des Versuches ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Mittlere Blasenzahl während 4 Minuten ohne Stromwirkung.	Mittlere Blasenzahl bei einer Stromwirkung während 4 Minuten.	Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen am Schlusse der Anfangsperiode.	Mittlere Blasenzahl nach 2stündiger Stromeinwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen nach [illegible]
Nr.	Nr.								
1		100	100	99	99	— 1	90	— 10	— 1[illegible]
.	1	100	.	.	.	.	106	+ 6	
2	.	”	100	100	100	0	81	— 19	— 1[illegible]
.	2	”	.	.	.	.	100	0	
3	.	”	98	114	112	+ 12	98	— 2	— [illegible]
.	3	”	.	.	.	.	100	0	
4	.	”	96	102	118	+ 18	104	+ 4	+ 4
.	4	”	.	.	.	.	100	0	
5	.	”	102	104	105	+ 5	110	+ 10	+ 4
.	5	”	.	.	.	.	106	+ 6	
6	.	”	111	109	122	+ 22	88	+ 12	+ 12
.	6	”	.	.	.	.	100	0	
7	.	”	99	100	99	— 1	117	+ 17	0
.	7	”	.	.	.	.	117	+ 17	
8	.	”	100	99	103	+ 3	110	+ 10	+ 4
.	8	”	.	.	.	.	106	+ 6	
9	.	”	118	120	132	+ 32	118	+ 18	+ 18
.	9	”	.	.	.	.	100	0	
10	.	”	97	100	97	— 3	78	— 22	— 22
.	10	”	.	.	.	.	100	0	
11	.	”	87	87	95	— 5	79	— 21	— 50
.	11	”	.	.	.	.	129	+ 29	
12	.	”	93	89	76	— 24	65	— 35	— 43
.	12	”	.	.	.	.	108	+ 8	
13	.	”	94	84	90	— 10	83	— 17	— 26
.	13	”	.	.	.	.	109	+ 9	
14	.	”	125	113	142	+ 42	113	+ 13	— 17
.	14	”	.	.	.	.	130	+ 30	
15	.	”	144	127	150	+ 50	142	+ 42	— 18
.	15	”	.	.	.	.	160	+ 60	
16	.	”	98	105	110	+ 10	97	— 3	— 16
.	16	”	.	.	.	.	113	+ 13	
17	.	”	91	104	81	— 19	78	— 22	— 47
.	17	”	.	.	.	.	125	+ 25	
18	.	”	105	101	110	+ 10	140	+ 40	— 7
.	18	”	.	.	.	.	147	+ 47	
19	.	”	112	101	100	0	81	— 19	0
.	19	”	.	.	.	.	119	+ 19	
20	.	”	103	107	104	+ 4	86	— 14	— 29
.	20	”	.	.	.	.	115	+ 15	

Elodea canadensis. Temperatur 13.5—15° C. Richtung des elektrischen Stromes:

e parallel zu den Stromlinien stehenden Pflanzen. Tabelle XIV.

…stündiger Stromeinwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Absolute Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen nach 2stündiger Stromeinwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach 6stündiger Stromeinwirkung.	Mittlere Blasenzahl nach Unterbrechung der Stromwirkung.	Veränderung der mittleren Blasenzahl der Versuchs- und Kontrollpflanzen.	Endgültige absolute Veränderung der Blasenzahl der Versuchspflanzen.	Querschnitt des vom Strome durchflossenen Wassers in qcm.	Stromstärke in Milliampere.	Stromdichte in Milliampere pro qcm.
96 106	— 2 + 6	— 8	89 106	90 .	— 11 + 6	— 17	63	10	0,16
81 100	— 19 0	— 19	63 94	63 .	— 37 — 6	— 31	,,	,,	,,
92 100	— 8 0	— 8	82 100	82 .	— 18 0	— 18	,,	18	0,29
86 100	— 14 0	— 14	83 100	82 .	— 17 0	— 17	,,	,,	,,
115 123	+ 15 + 23	— 8	90 139	83 .	— 10 + 39	— 49	,,	24	0,38
106 114	+ 6 + 14	— 8	84 100	67 .	— 16 0	— 16	,,	,,	,,
115 117	+ 15 + 17	— 2	85 146	102 .	— 15 + 46	— 61	,,	28	0,44
108 100	+ 8 0	+ 8	71 106	77 .	— 29 + 6	— 35	,,	,,	,,
105 100	+ 5 0	+ 5	78 111	78 .	— 22 + 11	— 33	,,	29	0,46
75 100	— 25 0	— 25	47 100	50 .	— 53 0	— 53	,,	,,	,,
67 129	— 33 + 29	— 62	13 100	15 .	— 87 0	— 87	,,	30	0,48
56 120	— 44 + 20	— 64	10 100	10 .	— 90 0	— 90	,,	,,	,,
57 109	— 43 + 9	— 52	36 100	37 .	— 64 0	— 64	,,	,,	,,
66 130	— 34 + 30	— 64	45 130	44 .	— 55 + 30	— 85	,,	,,	,,
138 200	+ 38 + 100	— 62	104 200	107 .	+ 4 + 100	— 96	,,	,,	,,
70 113	— 30 + 13	— 43	86 133	86 .	— 14 + 33	— 47	,,	,,	,,
64 117	— 36 + 17	— 53	33 100	34 .	— 67 0	— 67	,,	35	0,56
136 147	+ 36 + 47	— 83	61 147	56 .	— 39 + 47	— 86	,,	,,	,,
35 100	— 65 0	— 65	7 100	7 .	— 93 0	— 93	,,	40	0,64
35 100	— 65 0	— 65	11 100	11 .	— 89 0	— 89	,,	,,	,,

Von Spitze zur Basis der Pflanzenzweige.

Das normale Längen-, Flächen- und Körperwachstum der Pflanzen.

Von

stud. rer. nat. Georg Ritter.

Mit 1 schematischen Anordnung im Text.

In seiner Mutationstheorie (1) bezeichnet es Hugo de Vries als eine für die weitere Forschung auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiete, für die Beurteilung der Art und Weise der Entstehung der Spezies, Varietäten etc. wichtige Aufgabe des Variationsstatistikers, an weiteren „Merkmalen" von Organismen die Gültigkeit des von Adolphe Quételet entdeckten, in dessen (2) „Anthropométrie ou mesure des differentes facultés de l'homme" und (3) „Du système social et des lois qui le régissent" verifizierten Verteilungsgesetzes zu prüfen. Es soll also untersucht werden, ob auch hier tatsächlich die Anordnung der Varianten eine solche ist, daß diese arithmetisch dem Gesetze der „großen Zahlen" Bernoulli's und Poissons gehorchend, den Zahlenkoefficienten des Newton-Pascal'schen Bixomiums $(p + q)^n$ oder in graphischem Ausdrucke den geometrischen Ordinaten eines rechtwinkligen Koordinatensystems entsprechen, wie sie sich durch Berechnung des Integrales

$$\frac{1}{\sqrt{\pi\, n}} \cdot \int e^{-\frac{xx}{n}} . dx$$

ergeben, ob die des öfteren ermittelten statistischen Verhältnisse ein und desselben Merkmales ferner Konstanz des Gipfels aufweisen etc. Die Bedeutung nun, die dieser Nachweis für die moderne Biologie besitzt, veranlaßte mich, diesbezügliche Untersuchungen anzustellen. So basierte auch ich auf der in typischer Weise bei jeder hinreichend großen Gruppe von Individuen stets zu beobachtenden, nach Maß und Zahl, quantitativ und meristisch verfolgbaren, durch äußere, physikalische und chemische Bedingungen und sonstige biologische Faktoren, durch den „monde ambiant" und die „causes accidentelles" bedingten Ungleichheit jener selbst wie ihrer einzelnen Organe. So untersuchte auch ich die sogenannte fluktuierende, graduelle, reversible, begrenzte, statistische, teils individuelle, teils partielle Variabilität, different von den übrigen, mit dem gleichen

Namen „Variabilität zusammengefaßten Erscheinungen, als der systematischen und der durch Bastardierung erzeugten Polymorphie und der sogenannten „spontanen Abänderungen", und achtete ebenfalls auf die Konstanz des Maximums der ermittelten Variationskurven, sowie deren Amplituden und Galtons-Quartilwerten Q_1 und Q_2 etc.

Tatsächlich nun fand ich da auch überall, wo nicht Species minores, Unterrassen, existierten und somit Summationskurven von gleichen Gipfeln, aber wechselnder Frequenz ergaben, Konstanz. Ja, es ergab sich im großen und ganzen auch eine recht nette Übereinstimmung zwischen Theorie und Praxis, indem mir so teils symmetrische, teils asymmetrische Kurven, die einzelnen Spezialfälle der (4) Pearson'schen Typen, begegneten, wie sie auf anthropologischem Gebiete durch (5) Ammon, auf zoologischem durch (6) Weldon, (7) Bateson, in botanischer Richtung aber vor allem durch (8) Ludwig, (9) de Vries etc. bekannt geworden sind. Und wenn nun dann auch durch kleinere Abweichungen den Bedingungen unseres Problemes natürlich nie völlig Genüge geleistet war, so lag dies eben, wie (10) Verschaffelt für solche Fälle zu begründen weiß, daran, daß die einwirkenden Ursachen nicht unendlich an der Zahl sind, und die, welche den Wert der betreffenden Eigenschaft zu vergrößern oder zu verkleinern trachten, die ungünstigen Umstände überbieten, respektive ihnen potentiell nachstehen. Denn, wenn beide Gruppen sich nicht im Gleichgewichtszustande befinden, können ja die Gesetze der Wahrscheinlichkeitslehre ihre völlige Anwendung nicht haben, und die Resultate von Messungen, Zählungen, Wägungen etc. somit nicht zu einem mit der binomialen Kurve genau übereinstimmenden Diagramme Anleitung geben.

In besonders auffallender Weise aber waren es so gewisse Zwischenzahlen, Äußerungen diskontinuierlicher Variabilität, die Abweichungen von der theoretischen Norm bildeten, und die, dem unbegrenzteren Wachstume der Pflanzen entsprechend, weiterhin für diesen fundamentalen Unterschied in der Variation zwischen Flora und Fauna (11) garantierten, obschon sie auf anthropologischem Gebiete allerdings auch nicht völlig unbekannt blieben. Deren Gesetzmäßigkeit bezüglich Konstanz, Frequenz und ihren arithmetischen Werten gaben nun die Veranlassung, daß ich nun systematisch einzelne Kategorieen von Pflanzenorganen, jetzt ausschließlich zwecks ihres Studiums zur empirischen Ermittelung, heranzog, wo nämlich von einem typischen, normalen, regulären Längen-, Flächen- wie Körperwachstume die Rede sein kann.

Die Resultate, die ich bei diesen, einige Jahre hindurch geführten Untersuchungen erzielte, sei mir jetzt gestattet, vorzutragen, indem wir die Betrachtung anderer variationsstatistisch interessanter Fragen einer weiteren Spezialabhandlung vorbehalten wollen.

Ich meine bestimmt annehmen zu dürfen, daß unsere jetzigen Ergebnisse, abgesehen von einem Werte für die Mutationstheorie, sowie für die Kenntnis des Einflusses positiver und negativer Selektion, für die der Erblichkeit etc., vor allem für neue klare Vorstellungen über das wichtige und interessante Wachstumsphänomen

gegenüber den bislang meist vertretenen, unklaren Vorstellungen über Intussusception und Apposition eine gute Grundlage darbieten. Denn unsere diskontinuierlich variierenden Klassen, die typischen Wachstumsetappen repräsentierend, dürften, soll nicht von vornherein auf jede Erklärung Verzicht geleistet werden, einzig und allein durch einen in der Natur von (12) Otto Müller tatsächlich an der *Bacillariacee Melosira arenaria* beobachteten Teilungsmodus kleinster, von den meisten Forschern zur Erklärung der verschiedensten physiologischen Vorgänge angenommener „Lebenseinheiten" ihre einfachste, ungezwungendste, mit keinem wissenschaftlichen Ergebnisse im geringsten Widerspruche stehende Begründung erfahren. Dies wurde ja auch bereits von Herrn Hofrat Prof. Dr. Ludwig, mit dessen Ansichten über das Wachstum unsere Arbeit auch in Einklang steht, gelegentlich seiner Untersuchungen über die Variabilität in den Infloreszenzen der *Compositen, Umbelliferen, Primulaceen* (13) etc. gezeigt. (Siehe auch Schluß!)

Es wäre also zur Erklärung anzunehmen, daß unsere verantwortlich zu machenden organisierten Teilkörper, auf die wir erst später etwas näher eingehen wollen, in der gewöhnlichen Weise rhythmische Zweiteilungen eingehen, wo indes die beiden Teilprodukte im Verhältnisse von Mutter zu Tochter stehen. Daher wird letztere, entsprechend dem Verhalten eines jungen Kaninchens in der bekannten Aufgabe des Fibonacci, eine Reifeperiode überspringend, erst von der übernächsten Generation an an der weiteren, nun regelmäßigen Vermehrung teilnehmen, eventuell freilich, wo Nebenzahlen in die Erscheinung treten, wieder in sprungweisen Unteretappen, indem etwa ein Teil bereits in gewisse Dauerzustände übergegangen sein mag.

Schenken wir nun, nach diesen einleitenden Bemerkungen, auf unsere gesetzmäßigen numerischen Verhältnisse hin unsere Aufmerksamkeit zunächst

Ia. dem regulären linearen Wachstume.

Auf diesem Gebiete wurde ja bereits von (14) Pfeifer im großen und ganzen untersucht, in welcher Ausdehnung, Frequenz und Konstanz der mit unseren Zahlen in naher Beziehung stehende goldene Schnitt in die Erscheinung tritt. Dazu wurde die Untersuchung auf alle Haupt- und größeren Unterabteilungen der in Deutschland und den angrenzenden Ländern, namentlich aber in Österreich vorkommenden Flora, bei der Familie der Farne aber auch auf viele exotische Gattungen und Arten ausgedehnt. Da, wo die Pflanzen nicht in natura zu beschaffen waren, wurden naturgetreue Abbildungen in Photographie oder Naturdruck als besonders das prächtige von (15) Dr. Ritter von Ettinghausen hergestellte Werk: „Physiotopia plantarum Austriacarum", ferner das von (16) Reuß verfaßte Buch: „Pflanzenblätter in Naturdruck", sowie die Abhandlung (17) Waldners über „Die Farne Deutschlands" zur Benutzung herangezogen. Die Untersuchungsmethode war in allen diesen Fällen die, daß an den Vegetabilien mit Hülfe des „Proportional-

zirkels" festgestellt wurde, ob an gegliederten Objekten sich das Verhältnis des Major zum Minor feststellen ließe. Tatsächlich resultierte denn da auch aus diesen Forschungen ein Ergebnis, welches unzweifelhaft für den von (18) Adolf Zeising in seiner Schrift: „Der goldene Schnitt" zum erstenmale mit Bestimmtheit ausgesprochenen Gedanken, daß jener nicht nur eine reale, sondern wohl fast universale Bedeutung besitze, zu sprechen schien. Es ergab sich nämlich eine weitausgedehnte Verbreitung dieser Proportion nebst ihren mannichfachen, mathematisch leicht abzuleitenden Spezialfällen und Modifikationen: Von jenen Pflanzenorganen, die durch Form und Größe zu genauen, zuverlässigen, brauchbaren Messungen sich eignen, fungieren vorzugsweise zweierlei, für uns hier inbetracht kommende Kaulome sowie Phyllome als Träger des goldenen Schnittes, soweit sie wenigstens in irgendwelcher Weise eine Gliederung erkennen lassen: die Stengel etwa durch Knoten, Blätter und sonstige Axengebilde zweiter Ordnung, die Blätter etwa bei Fiederung, sekundären Bildungen etc. Besonders schön und typisch ergab sich so die Proportion bei den *Umbelliferen*, während für die Kaulome das Verhältnis der Sectio aurea besonders frequent und exakt in der Blütenregion auftritt. So bei vielen *Labiaten*, als *Lamium album* und *L. maculatum*, ferner von den *Monocotyledoneae*, wo kein Dickenwachstum statthat, vor allem bei den *Gramineae*, *Juncaceae*, *Smilaceae* und *Alismataceae*, in der Abteilung der *Cryptogamen* schließlich bei den Farnen und verwandten *Equisetaceae*, hier indes meist derart, daß das Verhältnis von Major zu Minor aus Summen von Abschnitten gebildet wird.

Ich selbst habe nun diese Angaben auf diese Methode vielfach auf ihre Richtigkeit hin geprüft, und in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle auch wirklich bestätigt gefunden.

Weiterhin hat Cäsar de Bruyker in Mac Leod's Abhandlung (19): „Over correlatieve variatie bij de Rogge en de Gerst" für die Längen bestimmter Halminternodien genannter Gräser polymorphe Kurven ermittelt. Zweifelsohne beruht es auch hier auf gesetzmäßigen, inneren Vorgängen, daß in dem Polygone IV, dem besondere Beachtung gezollt wurde, das primäre Maximum die Amplitude im Verhältnisse 5 : 8 teilt, während die sekundären Gipfel eine Gliederung der beiden so erhaltenen Kurvenhälften wieder im Zahlenverhältnisse 3 : 5, beziehungsweise 2 : 3 bedingen.

Somit könnte man also schließlich, schon allein auf diesen Tatsachen basierend, mit gutem Rechte ohne Weiteres auf ein Längenwachstum im Zahlenverhältnisse des Fibonacci schließen, und so auch auf eine entsprechende, bereits charakterisierte, ihrer physiologischen Dignität nach als von der sonst meistens zu beobachtenden, im Rhythmus der Potenzreihe 2^n (Glieder = 2 4 8 16 32 . . ., Vermehrung der Sporen, z. B. bei *Ascomyceten*, *Florideae*, *Phaeophyceae*, der *Bacteriaceae* und vieler grüner Algen etc.) statthabenden Teilung abgeleiteten Vermehrung unserer noch zu erörternden Teilkörper, die die lebende Substanz aufbauen. Denn es existiert wohl ein kunstästhetisches, aus der Betrachtung der Natur bekanntes, aber kein zwingendes mechanisches Prinzip, demzufolge diese Gesetz-

mäßigkeiten mit Naturnotwendigkeit bedingt erschienen. Aber ich möchte gleichwohl erst noch weitere empirische Belege zur Entscheidung unserer Frage nach der Art der linearen Erweiterung erbringen.

Dazu nahm ich nun Messungen statistisch an den Petioli der Phyllome vor, wobei der Millimeter als Einheit des Maßes zugrunde gelegt wurde. So bestimmte ich zunächst an 12000 Blattexemplaren von *Chaerophyllum temulum* stets die Länge des untersten Internodiums, also der Strecke zwischen den untersten beiden Paaren von seitlichen, das Bild des Gesamtphylloms in verkleinertem Maße reproduzierenden Abzweigungen, sodaß also stets der morphologisch gleichwertige, homologe Teil Berücksichtigung fand.

Bei unseren Objekten dürfte ja wohl das typische Längenwachstum sehr gut zu studieren sein. Zwar geht ja mit zunehmendem Fortschritte in der Längendimension zweifellos auch eine Erweiterung Hand in Hand, dieselbe erweist sich jedoch im Verhältnisse zu jenem so außerordentlich untergeordnet und geringfügig, daß der ganze Wachstumsmodus jedenfalls unmöglich als solcher körperlicher, wie wir ihn in seinem Typus noch werden kennen lernen, angesprochen werden kann. Überhaupt mag wohl die Vergrößerung des Stengelumfanges eher auf Dehnung infolge des Turgors als auf wesentlich neue Stoffeinlagerung zurückzuführen sein.

Des Näheren geschah nun die Untersuchung derart, daß ich das Blatt mit der morphologischen Oberseite auf einen sorgfältig gearbeiteten Metallmaßstab fest auflegte. Dann gestatteten mir jedesmal die an den Insertionsstellen der erwähnten seitlichen Teilblättchen am Blattstiele quer zu dessen Axe orientierten kleinen Erhebungswulste, die Knoten, in allen Fällen eine zuverlässige, brauchbare Längenablesung. So war auch mit ziemlich absoluter Genauigkeit eine Entscheidung durch Konstatieren der größeren Annäherung an zwei fragliche, um einen Millimeter differente Größen zu treffen da, wo das Maß nicht genau mit dem Ende einer Einheit kollidierte.

Die auf diese Weise empirisch ermittelten Resultate repräsentiert uns nun arithmetisch die folgende Tabelle, indem trotz des Vorteiles größerer Anschaulichkeit und Übersichtlichkeit, gleichwohl der Schwierigkeit der Darstellung wegen auf eine graphische Darstellung nach der Methode der (20) „Rectangles" oder dem Prinzipe der (20) „Loaded ordinates" Verzicht geleistet wurde.

Länge des untersten Internodiums am Phyllome von *Chaerophyll. temul.*

mm-Zahl:	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Frequenz:	62	154	226	299	384	353	620	594	653	771	727	617	641	486	434	437	338	351	341	224	236

mm-Zahl:	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49
Frequenz:	202	239	191	172	176	138	97	119	103	110	94	108	82	74	99	73	80	90	78	70	58	44	55	51	37

mm-Zahl:	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77
Frequenz:	47	43	50	27	40	41	15	16	27	15	23	11	9	13	8	7	4	3	4	2	1	—	4	5	3	1	2	1

Gar leicht läßt sich da aber auch so erkennen, daß in großen Zügen die Anordnung der Varianten eine solche ist, wie sie den theoretischen Anforderungen des Binomiums entspricht. Wir sehen so ja auch bei uns ein „Zentrum größter Dichte", um das die übrigen Variationen sich gruppieren, und zwar im großen und ganzen mit um so geringerer Frequenz, je entfernter die betreffenden Klassen vom Maximum liegen, je größer also der betreffende relative Klassenwert ist.

Aber, wie bereits gesagt, ist es das Überwiegen gewisser Zwischenzahlen, die die kontinuierliche Variation unterbrechen, das mit der strengen Form des Quételet'schen Gesetzes nicht in Einklang zu bringen ist, sondern einen fundamentalen Unterschied bedingt. Und ich meine nun, daß durch das Raisonnement, daß die Bedingungen und Verhältnisse der Außenwelt auf die Gestaltung beim Wachstumsprozesse doch regellos und willkürlich modifizierend einwirken müssen, diese Äußerungen diskontinuierlicher Variabilität ihre Begründung schon von vornherein keinesfalls erfahren können. Denn selbst da, wo es sich um „anorganische Ereignisse" handelt, als z. B. um die Temperatur während eines Jahres, oder um andere „Zufälligkeiten", als die Geburt männlicher Individuen, die Häufigkeit eines bestimmten Buchstabens auf je einer von einer großen Reihe gleichlanger Zeilen etc., besteht zwischen den empirisch ermittelten Variationskurven und den theoretisch abgeleiteten Polygonen eine auch zahlenmäßig ganz verblüffende Übereinstimmung: Wie überall, wo konstante Ursachen und zufällige, veränderliche Einflüsse bei dem Zustandekommen eines Ereignisses sich geltend machen, paralisieren sich nämlich bei Ermittelungen in der „großen Zahl" die Nebenwirkungen, weil sie nach den allerverschiedensten Richtungen hin statthaben.

Müssen wir also schon aus diesem Grunde diesen Sekundärgipfeln unsere nähere Beachtung zollen, so kann uns aber weiterhin deren Konstanz, mit der sie schon bei, mit Rücksicht auf die beträchtliche Variationsweite, die Amplitude der Kurve, relativ nur wenigen Messungen in die Erscheinung treten, auch nur zu einem gleichen Verhalten bestimmen. Wir sehen nämlich aus folgender Tabelle, deren einzelne Reihen uns die festgestellten Variationsverhältnisse bei zweimal je 5000 und einmal 2000 Individuen, wie sie etappenweise zur Untersuchung gelangten, vor Augen führt, daß tatsächlich, ungeachtet der auf die Variabilität als Ernährungserscheinung doch modifizierend einwirkenden Verschiedenheiten verschiedener Nährböden, in den Reihen 1 und 2 die Maxima völlig dieselben sind. Nur Spalte 3 läßt erkennen, daß die aber auch nur im Fehlen gewisser Partien bestehende Abweichung doch noch nicht geschwunden ist, vielleicht auch infolge des verschiedenen Beobachtungsmaterials. Denn eine vorwiegende Berücksichtigung von solchen Formen, die von Standorten herrühren, wo die durch die Lokalität bedingte Selektion besondere Größenvarietäten aufkommen ließ, mag wohl die Veränderung bedingt haben.

Gleichwohl befindet sich überall, wie besonders betont sein mag — es waren ja die Messungen an sämtlichen brauchbaren

Phyllomen je eines ganzen Pflanzenstockes vorgenommen worden dasselbe primäre Maximum. Hieraus ist allein schon zu entnehmen gestattet, daß die Größe der Neigung, bis zu einer gewissen, bestimmten Stufe in der Entwickelung fortzuschreiten, eine unter normalen Verhältnissen streng geregelte, den Teilkörpern inhärente ist. So hat sich ja auch für (21) *Chrysanthemum segetum* beispielsweise derselbe Gipfel bei Zählungen der Randstrahlen für Individuen aus Thüringen wie aus Holland ergeben, und es darf wohl mit Recht angenommen werden, daß eine gleiche Übereinstimmung sich auch für unser Objekt nachweisen läßt. Jedenfalls aber können auch wir schon aus der Konstanz des Hauptgipfels wie der sekundären Maxima feststellen, daß der Gestaltungsprozeß aus inneren Gesetzen heraus und bis zu einem gewissen Grade unabhängig und unbeeinflußt von äußeren Faktoren, dank der Wirkung gewisser organischer Kräfte, verläuft. Denn es bedarf wohl keines besonderen Beweises, daß chemische wie physikalische Faktoren an den Standorten unserer *Umbellifere* nicht die gleichen waren. Im Einklange mit diesem Ergebnisse hat man ja auch im (22) Heidelberger Botanischen Garten, als man das Blühen der Kirschbäume auf das Allergenaueste erforschte, gefunden, daß es sich in ziemlicher Unabhängigkeit von den Launen z. B. des Wetters abspielt. So vermag hier die Sommertemperatur die Entwicklung, die, wie neuere Untersuchungen völlig bestätigen, in zwei streng geschiedene Perioden, durch die Winterruhe unterbrochen, zerfällt, nicht im mindesten zu beeinflussen. Auch während der Frühjahrsentfaltung können Schwankungen der Temperatur den Verlauf des Wachstumtempos nicht ändern. Die Blüten entwickeln sich im März stets rascher als im Februar. Dabei erweist es sich gänzlich gleichgiltig, ob jener wärmer ist wie dieser oder nicht. Nur auf den Gesamtverlauf der Blütenbildung hat die Temperatur Einfluß, und ein nasses, aber dabei warmes Frühjahr sieht die Gegenden früher in Blütenschmuck prangen, als ein kaltes, trockenes. Ganz besonders aber gibt sich die teilweise Unabhängigkeit der Lebenserscheinungen von der Temperatur hier dadurch zu erkennen, daß von Oktober an die Knospenentfaltung ruht, mag nun ein herrlicher Spätherbst die Sommerwärme wieder auf Wochen zurückrufen, oder ein Frühwinter vorzeitig strenge Kälte uns bringen.

Länge des untersten Internodiums am Phyllome von *Chaerophyll. temul.*

mm-Zahl:	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
n = 5000, Frequenz:	62	93	125	131	141	136	253	242	281	301	289	223	230	203	147	149	126	131	124
n = 5000, ,, :	—	61	101	143	172	153	271	263	245	329	261	243	252	171	163	163	132	129	111
n = 2000, ,, :	—	—	—	25	71	64	96	89	127	141	157	151	159	112	124	125	80	91	86

mm-Zahl:	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
n = 5000, Frequenz:	81	90	92	103	89	68	70	62	55	60	48	52	49	51	38	46	46	42	41	42	35	31	25	23
n = 5000, ,, :	91	95	72	93	85	79	81	69	40	58	55	56	45	54	43	28	52	30	39	46	43	39	33	21
n = 2000, ,, :	52	52	38	43	17	25	25	7	2	1	—	2	—	3	1	—	1	1	—	2	—	—	—	—

mm-Zahl:	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64
n = 5000, Frequenz:	26	23	22	22	20	21	9	18	18	10	10	15	8	13	9	5	7	7
n = 5000, „ :	29	28	15	25	23	29	18	22	23	5	6	12	7	10	2	4	6	1
n = 2000, „ :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

mm-Zahl:	65	66	67	68	69	70	71	72	63	74	75	76	77
n = 5000, Frequenz:	5	2	2	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—
n = 5000, „ :	2	2	1	2	2	1	—	4	4	3	1	2	1
n = 2000, „ :	—	—	—	—	—	—	—	—	—			—	—

Würden wir nun hier, für die beiden ersten Reihen den einzelnen Klassen korrespondierende Strecken auf den Abscissen und der Frequenz der einzelnen verschiedenen Vorkommnisse entsprechende auf den Ordinaten je eines rechtwinkligen Koordinatensystemes auftragen, so ergäben dann die Verbindungslinien der so festgelegten Punkte Kurven mit so täuschend ähnlichem, fast völlig gleichem Verlaufe, daß sie zur Diagnose unserer Spezies dienen könnten. Reduzieren wir für unsere Maxima die große Zahl der Beobachtungen auf je 100 Ermittelungen, stellen wir also die prozentuale Häufigkeit dar, so erkennen wir aber auch so schon aus der relativ hervorragenden Gleichheit der Frequenz nicht nur in weit besserem Maße die Richtigkeit unserer im vorigen Abschnitte bereits erkannten Erscheinung einer gewissen Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einwirkungen bezüglich des Entwicklungsprozesses, sondern gewinnen weiterhin die Vorstellung, daß, soweit nicht allzustark eine Differenz der „Ernährung“ sich geltend macht, die Eigenschaft unsrer Pflanze, in den betreffenden Zwischenzahlen regelmäßig zu variieren, nicht nur eine qualitativ, sondern auch quantitativ erbliche ist. Natürlich kann dadurch auch nur weiterhin gewährleistet sein, daß unseren Zahlenverhältnissen eine besondere, tiefe Bedeutung zukommt.

Häufigkeit der einzelnen Gipfel-Klassen in % in Spalte 1 und 2 obiger Tabellen (zum Vergleiche!).

mm-Zahl:	8	10	13	16	19	21	24	26	29	32	34	36	38
% Frequenz:	2,82	5,6	6,02	4,6	2,98	2,62	1,8	2,06	1,4	1,2	1,04	1,02	0,92
% „ :	3,44	5,42	6,58	5,04	3,26	2,58	1,81	1,86	1,62	1,1	1,11	1,08	0,56

mm-Zahl:	39	42	47	48	50	52	54	55	57	58	60	63
% Frequenz:	0,92	0,84	0,52	0,46	0,44	0,42	0,36	0,36	0,2	0,3	0,26	0,14
% „ :	1,04	0,92	0,58	0,56	0,5	0,58	0,44	0,42	0,16	0,24	0,2	0,12

Endlich aber verraten ihrem arithmetischen Werte nach die Zwischenklassen selbst nicht Willkür, sondern strenge Gesetzmäßigkeit. Denn sie sind weiterhin, wie bereits kurz angedeutet, zu den Gliedern der mathematisch bestimmten Reihe des Fibonacci, die uns in ihren Simplis und Multiplis aus den Näherungswerten der Braun- und

Schimper'schen unendlichen Kettenbrüche (Blattstellungsgesetze!)

$$\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\ldots}}} \qquad \cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\ldots}}} \qquad \cfrac{1}{3+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\ldots}}}$$

vertraut sind, in direkte Beziehung zu bringen. So bestätigen sie auch das beim Studium anderer „Merkmale" entdeckte Gesetz (23), daß bei Unterschwankungen der Variation die Intervalle der Hauptvariationsgipfel durch die der Nebenvariation in den Näherungsverhältnissen des goldenen Schnittes geteilt werden. Wie nämlich anschließende Übersicht dartut, lassen sich — obschon der Millimeter an und für sich von vornherein natürlich nicht als „Maßstab der Natur" aufzufassen ist und, abgesehen von manchen nicht zu vermeidenden Beobachtungsfehlern, z. B. das gleichwertige Überwiegen zweier benachbarter Klassen ebendarauf zurückzuführen sein mag — sämtliche diskontinuierlich variierende Zahlen, analog den chemischen Elementen im periodischen Systeme direkt in einzelne engere Reihen zerlegen oder dazu in Beziehung bringen. Daher dürfte nunmehr nach den früheren Beweisen der Konstanz und erblichen Regelung wohl jeder Zweifel daran geschwunden sein, daß sie keine zufälligen Erscheinungen sind, sondern eine wichtige Rolle im Leben spielen, und, da keine andere Erklärungsmöglichkeit bestehen dürfte, auf die von uns vindizierte gesetzmäßige, einfache Teilung hinweisen.

Zahlen des Fibonacci (s. schematische Anordnung i. folg.).

1) Zahlen der Hauptreihe:

(1) (2) (3) (5) 8 13 21 34 55

Multipla: 24 = 3 . 8   39 = 3 . 13   63 = 3 . 21 (Dupla s. 1. Nebenr.)
32 = 4 . 8   52 = 4 . 13 , 48 = 2 . 24   64 = 2 . 32

2) Zahlen der Nebenreihen:

(4) (6) 10 16 26 42 (68)
(7) (11) (18) 29 47 76

Multipla: 32 = 2 . 16   36 = 2 . 18 | 64 = 2 . 32   72 = 2 . 36
48 = 3 . 16   54 = 3 . 18 – 58 = 2 . 29

Ebenso ergeben sich bei der vindizierten Vermehrung:

38 = 2 . 19   57 = 3 . 19

19	teilt	den	Intervall	zwischen	16–21	im	Verhältn.	3:2
(5 . 10 =) 50	"	"	"	"	47–55	"	"	3:5
(6 . 10 =) 60	"	"	"	"	55–68	"	"	5:8
73	"	"	"	"	68–76	"	"	5:3

Bei unserem Objekte nun war bei der empirischen Ermittelung stets einem ganz bestimmten, homologen Teile am Phyllome die Beachtung geschenkt worden. Es mußte ja so zweifelsohne am untrüglichsten die Art des linearen Wachstumes festzustellen sein. Die prinzipielle Übereinstimmung aber, die sich so für das Größen-

verhältnis benachbarter Internodien durch die Untersuchungen Pfeifers, wie für die Entwicklung des Einzelnen aus meinen Resultaten ergab, indem in beiden Fällen die Zahlen der Lame'schen Reihe eine Rolle spielen, schien es mir nun auch zulässig zu machen, daß bei weiteren Messungen an anderen analogen Objekten nunmehr sämtliche Internodien zur Untersuchung herangezogen würden; dann müßten ja, dem Verhältnis von Major zu Minor zufolge, gleichwohl wieder in der großen Zahl der Beobachtungen entsprechende Gesetzmäßigkeiten in derselben Weise ihren Ausdruck erhalten, wenn auch hier wieder ein gleicher Entwicklungstropus statthaben sollte.

So verfuhr ich denn auch wirklich mit den Phyllomen von *Sambucus nigra* und ebenfalls auch von *Robinia pseudacacia*, bei welch' letzterer aber nicht das Verhältnis von Major zu Minor ausgeprägt ist. Auch hier wurde wieder von möglichst voneinander ferngelegenen Standorten in beiden Fällen das Material gesammelt, da ja so auch allein am sichersten das konstante Auftreten bestimmter Zahlenverhältnisse für die tiefe, innere Bedeutung garantieren muß.

Wirklich, nun stellten sich, wie aus folgender Tabelle ersichtlich ist, trotzdem doch bei unserer „Akacie" die Koexistenz mehrerer gleichwertiger Rassen oder eine starke Selektion auch eine weitere Differenz, bezüglich des jeweiligen primären Maximums, bedingt, auch diesmal wieder, wo es sich nicht mehr um partielle Variabilität handelt, die ganz gleichen Gesetzmäßigkeiten dar: Die Koincidenz der jetzt erhaltenen Zwischenklassen mit den früheren hinsichtlich ihrer arithmetischen Wertigkeit — eine geringfügige Abweichung, die Äquivalenz der Klassen 16 und 17 bezüglich ihrer Frequenz etc. und sonstige spezifische Eigentümlichkeiten in der Variation, als z. B. das Fehlen eines Maximums bei 19, können wohl kaum eine andere Auffassung begründen — muß natürlich nicht nur unser früheres Resultat weiterhin bestätigen, sondern auch in allgemeinerer Weise die Entwickelung als eine nicht nur prinzipiell, sondern bis zu einem gewissen Grade auch absolut gleiche erscheinen lassen. Somit stehen aber ihrer systematischen Stellung nach verschiedenste Arten und Sippen in verwandter Beziehung zueinander, wie dies, durch die Resultate der späteren Abschnitte weiterhin ebenfalls ersichtlich, nach kurzer Erörterung unserer Teilkörper dank deren physiologischer Bedeutung ohne weiteres verständlich wird.

Auch Herr stud. math. G. Wagner, der in Göttingen, ohne im Wesentlichen in die zu beobachtenden Gesetzmäßigkeiten eingeweiht zu sein, liebenswürdiger Weise das Resultat beim Hollunder nachprüfte, erhielt bei relativ schon wenigen Messungen ein gleiches Ergebnis.

Länge der Internodien am Phyllome von *Sambucus nigra.*
n = 1800.

mm:	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Frequenz:	3	15	15	30	51	60	78	63	120	96	78	87	72	54	72	72	48	36	57	66	51	54

mm:	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
Frequenz:	57	12	63	39	30	42	33	30	39	24	30	27	15	12	21	21	12	9	5	1

Länge der Internodien am Phyllome von *Robinia psindacacia.*

mm:	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	n =
Frequenz:	7	17	54	53	118	121	159	246	254	289	402	394	422	418	363	392	341	126	4500
	—	12	26	19	40	42	65	117	118	153	227	198	196	191	101	103	98	76	1900

mm:	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	n =
Frequenz:	117	68	53	31	19	16	14	6	5	—	3	1	—	—	1	4500
	80	16	13	—	2	4	1	2	—	—	—	—	—	—	—	1900

Also konstatieren wir, wenn wir unsere Ermittelungen kurz zusammenfassen, daß das normale, typische Längenwachstum der Pflanzen kein gleichmäßiges, sondern ein sprungweises, rythmisches, erblich streng geregeltes, aber durch starke Selektion zu beeinflussendes, selbst dann aber noch gesetzmäßiges ist. Denn stets werden ganz bestimmte arithmetische Entwicklungsstufen — ev. Abweichungen liegen innerhalb der zulässigen Fehlergrenze — eingehalten, die unter allen Umständen die typischen Wachstumsetappen durch ihre Frequenz repräsentieren. Dieselben geschehen im Verhältnisse der Fibonacci-Zahlen, und zwar ungeachtet der Stellung der Spezies in der Phyllogenie, in bestimmter, übereinstimmender Weise. Sie deuten auf eine einheitliche, gesetzmäßige, einfache, in der Natur auch wirklich beobachtete Teilung gewisser, zum Verständnisse aller physiologischen Vorgänge mit Notwendigkeit anzunehmender, auf wissenschaftlicher Grundlage in ihrem Bestande logisch erschlossener „Lebenseinheiten" hin. Wenigstens dürfte auf andere Weise eine Erklärung nicht zu geben sein. Der Wachstumsmodus scheint ziemlich verbreitet zu sein. Die Fälle, wo das Verhältnis von Major zu Minor in der Länge benachbarter Internodien zur Erscheinung gelangt, sind als Spezialfälle des allgemeineren aufzufassen, wo — wie bei *Robinia* — beliebige Fibonacci-Glieder auftreten, ohne daß dabei die Proportion der Sectio aurea nachzuweisen ist. Offenbar aber deutet jede solche Segmentierung und regelmäßige Gliederung auf eine gleiche Orientiernng unserer vindizierten Teilkörper in der Richtung der Axe des wachsenden Organes, die Erscheinung der Sectio aurea aber speziell auf eine qualitativ gleichartige Vermehrung (stets z. B. Zahlen der Haupt- oder Nebenreihe!) hin, wo indes in quantitativer Beziehung durch den in höheren Regionen immer mehr verminderten Saftdruck, durch die Verteilung der wirkenden Kraft auf die daselbst anzutreffenden Abzweigungen, den Einfluß der Gravitation, vor allem aber durch Erblichkeit etc. beeinflußt, ein Ende der Teilungen gegeben sein mag. So ist dann auch jeder scharfe Gegensatz zwischen Organen mit der Ausbildung der Proportion und solchen, wo das Verhältnis nicht ausgebildet ist, durch die Fälle beseitigt, wo sich erst aus Summen von Abschnitten dank der Wirkung der genannten Faktoren und des der Art und dem Individuum spezifischen Charakters der goldene Schnitt ergibt. —

Daß sich nun gewisse organisierte Körper, die die gesamte lebende Substanz aufbauen, in der von uns angenommenen Weise teilen, dafür spricht nun aber neben manchen weiteren noch eine Gruppe von Erscheinungen, die ich hier zu besprechen anschließen möchte. Denn wenn auch wohl die Sectio aurea ihrem ursprünglichen Begriffe nach ein Verhältnis geradliniger Strecken ist, so kann doch gleichwohl auch da, wo es sich um krummlinige Strecken handelt, beispielsweise beim Stengelumfange und seiner Teilung durch am Kaulome inserierte Blattorgane, das Verhältnis nachgewiesen werden. Ich meine

Ib. **die numerische Variation der in Divergenzen angeordneten Organe.**

Zwar können wir uns da mit Hofmeister und (24) Schwendener sehr wohl vorstellen, daß die seitlichen Sprossungen in ihrem Jugendzustande nach ihrem Hervortreten am Vegetationspunkte ihres Kaulomes gesetzmäßige Verschiebungen erleiden. Denn ihr Ausdehnungsbestreben wird sich parallel und quer zur Axe desselben in einer anderen Weise äußern, als es deren Längen- und Dickenwachstum zuläßt. Letzteres muß ja auf die seitlichen Sprosse einen Widerstand nach einer Richtung hin ausüben, und zwar das Dickenwachstum einen longitudinalen Druck und transversalen Zug, das Längenwachstum aber einen longitudinalen Zug und transversalen Druck. Dann könnten ja auch wir unter der Voraussetzung einer bestimmten Querschnittsform und gleichbleibender, später unter sich ändernder Form und Größe diesen Einfluß auf durchaus logische, sinnreiche Weise erklären, und auf mathematische Anschauungen zurückführen, die schließlich die Spiralstellungen ergäben, die sich unserer Wahrnehmung darbieten, aber durch Druck und Zug, durch Größenabnahme der Axe und Größenzunahme der seitlichen Organe auf eine a priori zu bestimmende Weise modifiziert werden.

Doch prüfen wir die Zahl der in diesem bestimmten Divergenzverhältnisse angeordneten homologen Glieder, so folgen also auch da wieder Gesetzmäßigkeiten, die wieder nicht auf mechanische Weise durch die (24) Juxtapositionstheorie oder die (25) Hypothese der sphärotaktischen Säule und der Phyllopodien Delpinos ihre Begründung erfahren können. Denn zunächst berühren ja schon die mechanischen Erklärungen die Entstehung der betreffenden Organe überhaupt nicht; dann aber sind ja auch ihnen zufolge sowohl die Spiralen als die mit denselben mathematisch zusammenhängenden Divergenzen nichts als geometrisch abgeleitete Dinge, die leicht in die Pflanze hineinkonstruiert werden können, und für die Anschauung wohl sehr lehrreich und praktisch, aber jeder entwicklungsgeschichtlichen gesetzlichen Bedeutung entbehren. Schließlich treten die Gesetzmäßigkeiten in der numerischen Variation auch da in die Erscheinungen, wo von Divergenz überhaupt keine Rede sein kann.

So ließe sich hier wohl auf (26) *Primula officinalis* hinweisen, wo in der großen Zahl der Fälle fünf Blüten ihre Ausbildung erfahren, aber, wenn andauernd günstige Vegetationsbedingungen bestehen, dann zwischen den bereits vorhandenen weitere kleine Knöspchen hervorsprossen, die wohl schon in der ursprünglichen Anlage vorhanden gewesen sein mögen, deren Zahl aber jedenfalls wieder eine unserer Reihe zugehörige ist. (Gipfel dann 8, ev. 13.)

Auch die Blattrippenzählungen dürfen hier nicht unerwähnt bleiben. Auch hier kann von einer gegenseitigen Beeinflussung gar keine Rede sein, aber auch hier treten so ohne Druck und Verschiebung stets Gipfelzahlen des Fibonacci auf, wie dies bereits für mehrere Fälle (27) erwiesen wurde, und in einer demnächst zu veröffentlichenden Abhandlung von mir weiter dargetan werden soll.

Strenge Regelmäßigkeiten nun, wie wir sie hier demonstrieren wollen, sind ja bereits von Ludwig an seinen zu Beginn erwähnten Merkmalen, meist pentameren Phanerogamen konstatiert worden.

Jetzt soll nun gezeigt werden, daß dieselben, soweit freilich nicht eine ausschließlich quirlige Anordnung der Organe statthat, gleichwohl auch an tetrameren Phanerogamen sehr gut zu beobachten sind. Nur mag zuvor noch kurz darauf hingewiesen werden, daß die von Vogler in seiner Arbeit über die (28) „Variationskurven bei Pflanzen mit tetrameren Blüten“ teilweise ermittelten Gipfel für *Knautia arvensis* mit meinen für *Succisa pratensis* erhaltenen, entsprechend der verwandten Beziehungen beider Spezies, gut übereinstimmen. Sicherlich wäre dies in vollkommenerem Maße der Fall, wenn von dem genannten Autor zahlreichere Ermittelungen angestellt wären. Auch mag erwähnt werden, daß auch für die anderen Fälle, wo, von der Art des Verzweigungssystems jeweilig abhängig, abweichende Maxima natürlich erhalten wurden, bereits von (29) Wasteels in seiner Erörterung „Over de ligging de Maxima in Variatiekurven en het voorkomen der Fibonaccigetallen“ eine Erklärung durch einen, wegen der allen seinen theoretischen Reihen gemeinsamen Faktoren zu unserer Lame'schen Reihe in Beziehung zu bringenden Teilungstropus gegeben werden konnte (wie ja überhaupt alle numerischen Gesetzmäßigkeiten auf besondere, von der Vermehrung des Fibonacci nur geringe Modifikationen erfordernde Teilungen in der Organanlage zurückzuführen wären).

Allerdings ist ja die Tetramerie bei dem Wiesenabbiß nur eine scheinbare (30), da wohl die Krone meist vierzählig ist, doch dies Verhalten nur aus einer Verwachsung eines typisch fünfzähligen Planes resultieren dürfte. Es fällt nämlich die Krone über die Kelchteile, statt mit ihnen zu alternieren, ferner wurden von Wydler Fälle beobachtet von der Ausbildung eines fünften, alsdann median nach hinten, also einem der Kronenteile anteponiert stehenden Staubgefäßes, das auf eine fünfzählige Kronenbildung hindeutet. Weiter kommen gleichzeitig promiscue vier- und fünfzählige Kronen vor, ebenso Blüten, die

auch im Kelche pentamer sind. Auch die Analogie fernerhin mit den verwandten *Valerianaceae* und *Compositae*, Pflanzen mit fünfzähligem Schema, dürfte so ja wohl das Verhalten in Krone und Andröceum entsprechend den *Plantagineae* erklären. Dann wären also die in Fällen von Pentamerie freien zwei oberen Petalen in den pseudotetrameren Pflanzen verwachsen, das mit ihnen verwachsende Staubgefäß unterdrückt, und die Entstehung des oberen Kronenteiles mit nur einem einzigen Primordium würde auf kongenitaler Verwachsung beruhen. Andrerseits aber ist dann die Anlage mit zwei Pimordien bei *Scabiosa* keine Spaltung, sondern Rückkehr zum Typus, der sich so auch bei anderen Arten der Familie. bei *Pterocephalus*, *Morina* etc. findet, für die alle deswegen wohl auch dieselben numerischen Gesetze zu vindizieren sind (soweit sie zur Prüfung geeignete Merkmale besitzen).

Betreffs der Variation der Blüten der Hauptachse vermochte ich nun aber leider nicht jene völlig zu bestimmen, da trotz der ziemlich beträchtlichen Zahl wegen der großen Amplitude noch kein bestimmtes konstantes Maximum sich erkennen läßt, wenn schon natürlich auch hier bereits, da für sie die Regeln der Kollektivmaßlehre eher ihre Anwendung finden, die seltener auftretenden seitlichen Klassen in geforderter Weise mit größerer Entfernung vom Bereiche des Hauptgipfels eine immer geringer werdende Frequenz aufweisen. Offenbar aber dürfte hier beim Weiterzählen auch eine Fibonacci-Zahl das Maximum ergeben haben, vielleicht ein Duplum, wie es so ja auch im Divergenzbruche, der hier $^{10}/_{16}$ beträgt, zum Ausdrucke gelangt, und wie es weiter durch die besonders bei graphischer Darstellung anschaulichen Variations-Verhältnisse in den zahlreichen diskontinuierlichen typischen Äußerungen sämtlich von Fällen zweigliedriger Quirle (Überwiegen der geraden Zahlen!) wahrscheinlich erscheinen muß (in Übereinstimmung auch mit manchen Vorkommnissen der *Koniferen*-Zapfen, wo man beispielsweise bei *Pinus Picea* öfters neben der gewöhnlichen $^{8}/_{21}$-Form einer solchen mit 16 resp. 26 Parastichen begegnet).

Um so günstiger aber gestaltete sich das Resultat, das mir das Studium der Infloreszenzen der sekundären Achsen und der Abzweigungen noch höherer Ordnung ergab. Hier werden jetzt — wie folgendes Schema dartut — im Einklange auch mit der Divergenz, die jetzt, wie auch bei *Scabiosa* $^{8}/_{13}$ beträgt, wieder die Intervalle der direkten, einfachen Zahlen durch die Nebenvariationen im Zahlenverhältnisse der Sectio aurea gegliedert, in noch umfangreicherem Maße, als es bislang zur Kenntnis gelangte.

Numerische Variation der Hauptaxen von *Succisa prat.*

mm-Zahl:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
Frequenz:	1	—	—	1	4	—	10	6	14	8	9	3	8	7	19	15	33	27	42	31	41	39	52	39	63	51	78	49

mm-Zahl:	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
Frequenz:	94	63	111	74	132	88	146	95	162	114	171	153	182	162	190	160	170	148	163	161	191	172

mm-Zahl:	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Frequenz:	211	183	200	161	183	121	188	171	193	114	154	123	136	111	122	93	101	88	94	83	96	73	80

mm-Zahl:	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101
Frequenz:	62	64	41	53	21	16	13	29	19	19	20	23	16	19	10	12	8	10	9	8	2

mm-Zahl:	102	103	104	105	106	107	108	109	110
Frequenz:	6	6	3	—	2	1	1	—	2

Numerische Variation der Nebenaxen von *Succisa prat.* (n = 9000).

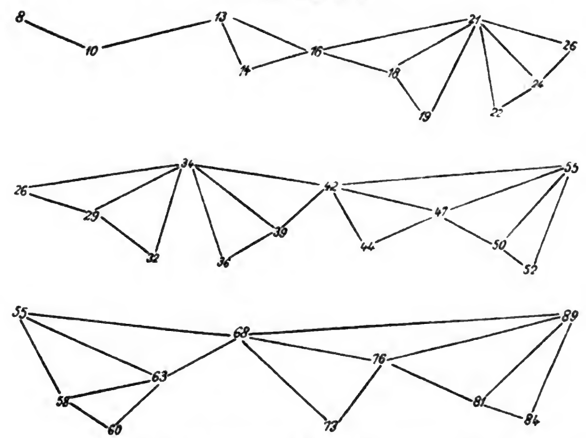
mm-Zahl:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
Frequenz:	4	2	2	4	6	6	28	10	26	30	28	52	60	54	88	264	68	84	116	128	130	156	204	172	196

mm-Zahl:	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55
Frequenz:	188	248	202	232	312	282	276	364	326	318	296	316	330	284	288	298	262	276	224	204	218

mm-Zahl:	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
Frequenz:	162	176	170	126	136	86	74	86	84	56	48	34	70	26	22	16	16	18	10	4

mm-Zahl:	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85
Frequenz:	8	10	16	6	4	6	—	2	4	2

Schematische Anordnung und Gliederung der Hauptreihe i. Verh. des G.-S.



Auch hier waltet Monomorphie und Symmetrie ob, und auch hier muß die Stufe, bis zu der vor der definitiven Ausgestaltung

und Zahl der Organe die Entwickelung ihren Gang nimmt, wieder eine erblich fixierte, streng geregelte sein, und gewisse Etappen bis zu einer bestimmten Hauptstufe durchlaufen, die wie auch jene eben mit unserem Teilungs-Gesetze ihre Begründung erfährt. Denn wenn auch Individuen anzutreffen sind, die auf einer früheren oder späteren Stufe die Teilung unterbrechen und sistieren, so gehorchen doch auch diese wieder in ihrer Gesamtheit den Gesetzen Quételet's. Denn auch hier kann man sich leicht für diese Fälle überzeugen, daß sie in hinreichender Weise mit dem Wahrscheinlichkeitspolygone zusammenfallen, wenn die arithmetische Zahlenreihe in eine Kurve verwandelt ist, wo die einzelnen Klassen die Ordinaten bilden. Auch hier eben haben sich die Differenzen, durch die für unsere Spezies Kurven von verschiedenem Beobachtungsmaterial sich unterscheiden, in der großen Zahl aufgehoben,

Zahl der Blüten der Nebenaxen.

Klasse:	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
Frequenz:	3	2	1	3	3	5	19	6	14	11	10	7	8	—	12	8	10	2	—	6	—	4	8	—	n = 160
	4	2	2	3	4	5	21	7	18	16	13	19	31	28	37	19	48	37	41	43	28	16	42	27	n = 700
	4	2	2	4	5	5	22	7	20	21	18	25	36	31	46	33	61	49	59	68	42	68	93	82	n = 1450
	4	2	2	4	5	5	23	7	21	23	19	32	44	33	51	46	80	61	60	79	68	79	114	99	n = 2100

Von da ab Hauptgipfel auf 42.

Klasse:	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	
Frequenz:	2	—	4	—	1	3	—	2	2	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	n = 160
	25	16	19	12	6	11	3	10	15	12	8	7	3	15	12	3	—	—	2	—	—	—	—	—	n = 700
	78	34	49	22	16	52	16	32	38	24	26	28	32	34	19	16	27	19	21	5	12	13	2	—	n = 1450
	101	63	128	90	43	61	24	58	82	61	42	32	40	42	32	31	51	34	43	12	19	23	6	6	n = 2100

Klasse:	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	
Frequenz:	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	n = 160
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	n = 700
	3	4	9	—	2	4	5	3	1	2	2	—	2	—	1	—	n = 1450
	8	12	16	8	18	19	13	6	3	2	2	4	3	1	1	2	n = 2100

und ist, den konstanten Ursachen, vor allem der erblichen Regelung entsprechend, auch hier ein konstantes Resultat zutage getreten, das sich nicht mehr ändert.

Freilich aber auch erst wieder bei Zählungen in der „großen Zahl". Betrachten wir nämlich wieder einmal in folgender Übersicht die sukcessive Entstehung unseres empirischen Binomiums, so ergeben sich hier, wenn wir freilich zu ungleichen, geeigneten Mengen die zeitlich aufeinanderfolgenden Varianten der ganzen Vegetationsperiode und auch da wieder nur die zu ihrem Beginne auftretenden zusammenfassen — es gelangten täglich ungefähr die gleiche Zahl zur Untersuchung — recht verschiedene Maxima, 16, 26, 32, 36, 42. Sie alle aber tun dar, daß auch trotz des

Unterschiedes zwischen Kon- und Devarianten strenge Gesetzmäßigkeit obwaltet und ebenfalls nicht Zufall und Willkür herrschen, und daß weiterhin auch eine solche Differenz die Lehren der Mutationstheorie nicht zu erschüttern vermag. Denn wie es für den Statistiker als eine elementare, geläufige Erscheinung sich erweist, daß bei wenigen Ermittelungen die Einzelkurven noch weit über die Papierfläche, auf der sie geometrisch dargestellt werden, in höchstens flachem Bogen sich verbreiten, und erst im Laufe der weiteren Untersuchung die verlangte Gruppierung statthat, so ist es andrerseits in unserem Falle ebenso klar und evident, daß das Resultat beispielsweise bei erst 2100 Untersuchungen noch nicht als definitives, vollständiges anzusprechen ist, sondern weitere empirische Feststellungen erheischt. Meist liefert ja überhaupt erst eine größere, umfangreichere Zählung resp. Messung oder Wägung das wahre, echte Maximum, und nur in einzelnen Fällen, wie z. B. bei Reihe 3 für *Chaerophyll. temul.*, wo eine besondere, durch die Natur der Lokalität bedingte Größenvarietät existiert, mag der Gipfel schon früher deutlich und konstant als solcher sich geltend machen. Jedenfalls aber sind hier nicht — wie wir besonders noch beachten wollen — von den Individuen, die infolge der äußeren Einwirkungen auf einer anderen Stufe als der Normalstufe stehen geblieben sind, trotz der anfänglichen Schwankungen des primären Gipfels, neue, selbständige, isolierte Rassen dank des äußeren Einflusses entanden. So ist auch hier wieder die (32) Unbeständigkeit des Einflusses jedweder Selektion und die Beschränktheit des durch sie Erreichbaren bestätigt, indem hier stets einunddasselbe Entwickelungsprinzip seine Geltung zu bewahren vermag. Und so wird weiter auch die Richtigkeit des Satzes erwiesen, daß (33) Variabilität keine Mutabilität ist, und daß durch jene neue Sippen nicht gebildet werden. Denn in diesem Falle hätte ja jede Rasse, für sich gesondert, wohl einfache Variationskurven ergeben. Aber die Kombinationspolygone zusammen würden mit größter Pleomorphie, bestimmter, fixierter Lage der Maxima je nach der jeweiligen, relativen Frequenz und Beteiligung der Arten bei ebener Darstellung Inkonstanz und stetige Oszillationen des Hauptgipfels, selbst in der großen Zahl aufweisen, während aber bei Zuhülfenahme der dritten Dimension in der Darstellung des ganzen Variationskomplexes dann die Gesamtheit der parallel hintereinander mit ihren Gipfeln in einer Ebene senkrecht zu den einzelnen Kurven angeordneten Binomialkurven eine bisymmetrische Fläche ergäbe.

War nun aber die Vierzahl des Korollen bei unserem Objekte hier nur eine Pseudotetramerie, so darf wohl in der Beziehung kein Einwand zu erheben sein gegen *Elaeagnus angustifolium*, wo jetzt nun einem anderen Merkmale, der Zahl der Kurztriebe, die Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Auch hier können ebenfalls ohne weiteres die Maxima ungezwungen zu unserer Reihe in Beziehung gebracht werden, und wir sehen wieder, daß trotz der geringen Menge der Beobachtungen der morphologische Bau wieder nicht ins Blaue hinein variiert.

Numerische Variation der Kurztriebe an *Elaeagn. angustifol.* (n = 550).

mm-Zahl:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Frequenz:	6	10	18	28	26	64	52	40	22	34	38	24	28	32	14	18	18	24	14	4	6

mm-Zahl:	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Frequenz:	14	12	12	8	6	2	6	6	4	4

Gipfelzahlen und ihre Koincidenz mit den Fib.-Zahlen.

Zahlen des Kettenbr. $\frac{1}{3+\frac{1}{1+\dots}}$: (1) (3) 4 7 11 18 29; Duplum: 22 = 2.11, 28 = 2.14

Außerdem des Kettenbr. $\frac{1}{2+\frac{1}{1+\dots}}$: 10 16 26 { Ev. wegen ihrer geringen Frequenz wieder geschwunden?

Weiterhin nun untersuchte ich noch die Variabilität im Andröceum, wo das ∞-Zeichen in systematischen Werken indes ebensowenig gerechtfertigt erscheinen kann, wie da, wo es sich um andere Organe handelt. Auch hier nämlich treten unsere Gesetzmäßigkeiten wieder in die Erscheinung, wenn auch natürlich dank der spezifischen Tektonik jeder Rasse in eigener, durch die Art der Anordnung etc. bedingter Weise, die als Charakteristikum für den Systematiker Wert besitzen muß. Ich hatte so die Feststellungen gemacht an den in end- und seitenständigen dekussierten Rispen versammelten, wegen der orthogonalen Kreuzung der aufeinanderfolgenden Blattpaare, und der späteren Entstehung eines Sepalenpaares typisch tetrameren Blüten von *Clematis Vitalba*, wobei die vereinzelten trimeren, pentameren und hexameren Blüten von der Untersuchung ausgeschlossen wurden. Ferner wurden Ermittelungen vorgenommen an den männlichen Blüten von *Begonia hybrida*, deren Infloreszenzen axilläre Zymen darstellen, die bis in die letzte Verzweigung gleichmäßig dichasisch sind, oder nach ein- bis mehrmaligen Gabelungen in Winkeln ausgehen. Zweifellos geschah es hier, daß viele der zahlreichen Gärtnervarietäten Berücksichtigung fanden, indem das Material von verschiedenen Seiten in dankenswerter, gütiger Weise zur Verfügung gestellt wurde. Aber trotzdem also ist auch auf diese Weise zu entnehmen, daß in der numerischen Variation zwischen tetrameren und pentameren Phanerogamen kein prinzipieller fundamentaler Unterschied durchweg zu bestehen braucht. Das Teilungsprinzip kann in beiden Fällen das gleiche sein (wie ja auch eine Differenz vielfach unbegreiflich erscheinen müßte im Hinblicke darauf, daß viele Familien teils vier-, teils fünfzählige Blüten bildende Arten zusammenfassen), da auch hier bei unsern untersuchten Arten eine diskontinuierliche, gesetzmäßige Entwickelung nach der Lamé'schen Reise statthat.

Dies soll demnächst auch noch an einem weiteren Beispiele gezeigt werden, wo in günstigster Weise die Amplitude eine sogar noch größere als bei *Succisa prat.* ist.

Numerische Variation im Androeceum von *Clematis Vitalba* (n = 1300).

Zahl:	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
Frequenz:	2	2	2	—	6	—	6	—	2	6	6	14	32	28	56	40	56	56	114	76	68

Zahl:	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67
Frequenz:	118	74	81	89	41	88	54	34	36	21	31	10	7	15	10	5	2	6	2	2	2

Gipfelzahlen und ihre Koincidenz mit den Fib.-Zahlen.

Von früher her bekannt: 26 28 (= 2.14) 32 (=2.16) 34 38 (=2.19) 42 44 (= 4.11) 47 50 52 55 57 60.

Neu dazu gekommen: 30 = 3.10 40 = 4.10 64 = 4.16.

Numerische Variation im Androeceum von *Begonia hybrida* (n = 650).

(Blüten „mit Wahl“; Lage des primären Gipfels deshalb unentschieden.)

Zahl:	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Frequenz:	1	4	2	3	11	9	9	5	8	15	29	21	18	19	20	16	17	19	40	33	42	45

Zahl:	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61
Frequenz:	36	39	58	24	20	13	9	12	11	8	10	—	3	3	4	4	3	1	2	—	3	1

Gipfelzahlen und ihre Koincidenz mit den Fib.-Zahlen.

Von früher her bekannt: 19 22 (= 2.11) 24 (= 3.8) 28 (= 2.14) 32 (= 2.16) 36 (= 2.18) 38 (= 2.19) 39 (= 3.13) 42 47 50 52 (= 2.26) 54 (= 3.18) 55 58 (= 2.29) 60.

Daher dürfte nun also auch von dieser Seite her, wo Gründe mechanischer Art das Zustandekommen von Divergenzen plausibel zu machen vermögen, nicht nur nicht der geringste Einspruch gegen unsere Annahme letzter Einheiten, die hier als Ausgangspunkt für die Entwickelung des einzelnen Organes zu fungieren hätten, und deren gesetzmäßigen, einfachen, rythmischen Teilung im Zahlenverhältnisse des Fibonacci zu erheben sein, sondern auch hier ohnedies jede Begründung fehlen. Auch hier würde dann das Auftreten der Multipla entweder wie früher beim meristischen Längenwachstum aus einer fortgesetzten Vermehrung in Unteretappen, oder vielfach auch direkt nachweisbar, aus Dédoublement und eventuell noch weiterer Vervielfältigung der ursprünglichen Organanlage resultieren. Hieraus entsteht ja eben die hemicyklische Bildung, indem mehrzählige Wirtel, wie wir sie ja von zwei bis zirka dreißiggliedrig variieren sehen, in spiraliger Anordnung bei gleichsinniger Orientierung verlaufen.

Betreffs

II. **des normalen zweidimensionalen Wachstumes**

habe ich ja bereits in kurzer vorläufiger Mitteilung in meinen (34) „Beiträgen zur Physiologie des Flächenwachstumes der Pflanzen" dargetan, daß auch da die Variationen keine kontinuierlichen sind, sondern ebenfalls Zwischenzahlen zur Erscheinung gelangen. Dieselben erhielten sich nun bei meinen früheren Untersuchungen gleichfalls bei unendlichen Zählungen konstant und ließen sich bereits bei wenigen Ermittelungen erkennen. Auch ergaben sie, soweit die Individuen von ein und demselben Standorte herrührten, bezüglich der Frequenz wieder eine frappierende Übereinstimmung. Ich hatte daselbst Blattspreitenmessungen vorgenommen, und zwar sowohl die Länge wie die Breite des Phyllomes zum Gegenstande der Untersuchung gemacht, von *Vaccinium Vitis Idaea*, *Vacc. Myrtillus* und *Myrtus communis*, bei den beiden letzten Objekten freilich nur in wenigen statistischen Ermittelungen „mit Wahl".

Daselbst nun habe ich wieder, wie entsprechend schon beim Längenwachstume, eine nicht nur prinzipielle, sondern auch absolut gleiche Gesetzmäßigkeit ebenfalls feststellen können, ohne indes an der Stelle näher darauf einzugehen.

Es hatten sich nämlich auch dort wieder in allen Fällen ein und dieselben Maxima ihrem arithmetischen Werte nach ergeben. Nur einige weitere Zwischenzahlen, die sich als Äußerungen einer Nebenvariation von untergeordneter Bedeutung nachweisen ließen, obschon auch sie zweifellos im Leben unserer Pflanzen eine gewisse Rolle spielen, und sie so gelegentlich meiner späteren Untersuchungen sich ebenfalls hin und wieder herausstellten, verloren sich allmählich wieder völlig oder bis auf eine „Andeutung" eines Gipfels unter den übrigen kontinuierlichen Varianten. Nur die Klasse 20 behauptete sich von diesen selbst am Schlusse noch als Maximum. Aber, wie mich ein Analogieschluß von meinen jetzigen Beobachtungen vermuten lassen möchte, hätte wohl auch sie, im Einklange auch mit der immer geringer werdenden relativen Frequenz, im Laufe einer weiteren empirischen Prüfung schließlich ebenfalls nur kontinuierlich variiert.

Wie dies nun auch bereits das Ergebnis des Studiums ganz anderer Merkmale am Blatte, so die bereits erwähnten Blattrippenzählungen nur wahrscheinlich erscheinen lassen können, spielen auch hier wieder unsere Fibonacci-Zahlen eine Rolle. Jetzt treten sie uns — es kann hier selbstverständlich nur auf das Verhältnis ankommen — in unseren Zwischenklassen als die mit 10 multiplizierten Quadratwurzeln entgegen. Als solche nötigt sie schon allein die verblüffende Übereinstimmung zwischen theoretischen und empirisch festgestellten Werten — diese Koincidenz kann wegen der bereits beim Längenwachstume beobachteten nicht mehr als besonders auffällig erscheinen — aufzufassen.

Es war demnach auch hier, da ebenfalls auf mechanische Weise keine befriedigende Erklärung der arithmetischen Zahlen-

verhältnisse beizubringen war, unser Teilungsmodus vorauszusetzen, wo indes die Teilstücke — zur Erklärung der Wertigkeit der diskontinuierlichen Variationen als Quadratwurzeln — eine andere bestimmte, jedenfalls nicht mehr lineare Verteilungsrichtung beobachten müssen.

Wie sich nun ja bekanntlich durch Heranziehen analoger Prozesse uns ein besseres, leichteres Verständnis zu eröffnen pflegt, so glaubte ich, jetzt am zweckmäßigsten zum Vergleiche auf eine bekannte elementare Tatsache hinweisen zu müssen. „Wie sich nämlich aus dem Flächeninhalte eines Quadrates ganz einfach die Seitengröße ergibt, indem man diesen Flächenwert radiziert, und wie, wenn auch die Fläche etwa durch Erwärmung des Körpers, dem sie angehören mag, eine Ausdehnung erführe, die jeweilige Seitengröße doch stets durch die Quadratwurzel aus dem zugehörigen Flächenwerte dargestellt würde, da ja, wie wir aus der Kalorik wissen, starre Körper bei Temperatursteigerungen sich nach allen Dimensionen in gleicher Weise vergrößern, so könnte man diese Verhältnisse als dem Wesen nach zwar verschiedene, aber in gewissen Punkten, dem Effekte nach, doch analoge, in unserem Falle zugrunde legend, d. h. die Ausdehnung durch Wärme der Vergrößerung durch Wachstum — von gewissen Unterschieden abgesehen — zur Seite stellend, nur in umgekehrter Weise von der Quadratwurzel auf die wichtigen, in Frage kommenden, für das Quadrat charakteristischen Merkmale, vor allem also die Gleichheit der Seiten und ihre rechtwinklige Stellung zuzückschließen, und dieselben in unserem Falle als gegeben betrachten“.

Demzufolge wäre dann klar und deutlich die fragliche Erscheinung mit der Annahme eines nach Länge und Breite in gleichem Verhältnisse statthabenden Wachstumes in einfachster Weise zu erklären: Auch hier bliebe die Orientierung unserer Einheiten wieder je eine prinzipiell gleiche, einheitliche, konstante bei den Teilungen, nachdem einmal erst eine bestimmte, durch die spezifische plasmatische Konstitution bedingte, für die Art charakteristische, gleichsam den Grundstock für die weitere Gestaltung bildende Anordnung unserer Teilkörper in der allerjugendlichsten Anlage geschehen ist, wie analog beim Kristalle durch das ganze Aggregat über die integrierten Teile eine solche Kraft ausgeübt wird, daß die Moleküle eine bestimmte Lage annehmen.

Tatsächlich stehen ja auch mit dieser Erklärung nicht im geringsten irgendwelche Beobachtungen im mindesten Widerspruche. Denn wirklich läßt es sich im Gegenteile sofort unschwer erkennen, daß schon das jugendliche Blatt genau die Form und Gestalt des definitiv ausgewachsenen vielfach besitzt, und eben nur durch die Größe differiert. Auch traten mir ja bei Messungen der Breite, wie bereits bemerkt, genau dieselben Zwischenklassen entgegen wie bei der Feststellung der Längendimension. Dadurch ist nicht nur ebenfalls dafür garantiert, daß unsere diskontinuierlichen Zahlen auch wirklich Quadratwurzeln aus den Gliedern der Lamé'schen Reihe darstellen, sondern weiterhin unzweifelhaft und

eindeutig die Richtigkeit eben unserer Deutung eines nach beiden Dimensionen in gleichem Rhytmus statthabenden Wachstums dargetan, sowie auch die Berechtigung der Annahme der vindizierten Verteilung unsrer organisierten Individualitäten.

Daß nun die in der genannten kleinen Abhandlung kurz vorgetragenen Resultate zu bestätigen sind, und der Induktionsschluß, mit dem ich diese Gesetzmäßigkeiten für weitere Objekte vindizierte, tatsächlich auch seine Berechtigung besitzt, das möchte ich nun jetzt dartun, indem ich die Resultate weiterer empirischer Ermittelungen demonstriere. Zuvor aber sei es gestattet, mit gütiger Erlaubnis des Herrn Kantonschullehrers A. Heyer in St. Gallen darauf hinzuweisen, daß derselbe für Länge und Breite der Phyllome von *Prunus spinosa* auch dieselben Gipfelzahlen erhielt, wie wir sie hier kennen lernen werden. — Es dürften aus den weiteren Darstellungen sich auch Tatsachen ergeben, die auch für andere Gebiete nicht interesselos sind. Denn jetzt fand auch in verschiedener Weise der Einfluß von solchen äußeren Faktoren Berücksichtigung, die durch ihre Intensität und dank der spezifischen Eigenschaften des Objektes auf den Gestaltungsvorgang modifizierend einwirken. Gerade hier, wo nämlich bereits eine Anzahl verschiedener Arten untersucht und als übereinstimmend befunden wurde, meinte ich am sichersten feststellen zu können, inwiefern der Wachstumsprozeß durch den „monde ambiant" zu beeinflussen ist.

Zunächst freilich möchte ich erst noch in größter Kürze die Resultate angeben, die mir das statistische Studium ohne solche Berücksichtigung irgendwelcher Selektion ergab, und die nun an folgenden Objekten, teils auf Länge, teils auf Breite hin geprüft, nachgewiesen wurden.

(n = 1800) Länge der Spreite von *Trifolium pratense*.

(„Mit Wahl", nach d. Mahd.)

mm:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Frequenz:	1	7	15	23	29	48	66	85	101	151	173	151	133	118	139	127	88	73	59	41	40

mm:	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
Frequenz:	30	16	15	16	11	10	8	7	4	3	3	5	4

Länge der Spreite von *Buxus sempervirens*. (n = 1000.)

mm:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
Frequenz:	1	0	8	8	10	22	25	24	31	52	59	56	65	68	79	63	57	53	52	57	60	35	28	31	33	17	6

Breite der Spreite von *Robinia pseudacacia*. (n = 1300.)

mm:	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Frequenz:	12	20	16	46	58	64	54	40	58	60	50	56	62	72	66	58	54	42	26	60	58	50	42	48	40	12	20	30	14	6	2	4

Breite der Spreite von *Berberis aquifolia.* (n = 1000.)

mm:	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
Frequenz:	2	2	3	8	8	9	17	22	34	33	30	32	40	55	75	64	66	77	93	81	50

mm:	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
Frequenz:	41	46	21	16	13	21	9	10	4	2	5	7	1	1	—	—	2

Wir sehen, daß auch hier stets, wenn wir die Reihen in Kurven umsetzen würden, die Sätze der Kollektivmaßlehre ihre Anwendung finden können. Aber gleichwohl treten auch hier diskontinuierliche Variationen auf, und zwar stets absolut ein und dieselben, ungeachtet der Differenz der Spezies, die ihrer natürlichen Verwandtschaft nach zu den verschiedensten Familien zählen. Auch hier also werden sich stets dank gleicher materieller Grundlage, die eben nur durch Annahme unserer Teilkörper verständlich erscheinen kann, die gleichen inneren Vorgänge abspielen. Und ich meine, daß nun unter diesen Umständen auch der Beweis der Konstanz durch Darstellung der etappenweisen Entwickelung unserer ermittelten Variationsverhältnisse überflüssig erscheint, indem eben diese Koincidenz am besten die tiefe, innere Bedeutung, die jedes Zufälligen entbehrt, dartut.

Zudem ergibt sich auch eine absolute Gleichheit der Gesetzmäßigkeiten, wenn wir unsere jetzigen Gipfelzahlen mit denen der früheren Arbeit vergleichen. Auch dies muß uns ja zu gleicher Ansicht und gleichem Verhalten bestimmen.

Also sind demnach auch hier wieder die mit 10 multiplizierten Quadratwurzeln, wie nachstehende Rechnungen eindeutig belehren, die Maxima in jeder unserer Reihen, und treiben uns auch hier wieder zu denselben Auffassungen über die Physiologie des zweidimensionalen Wachstumes.

Gipfelzahlen und ihre Koincidenz mit den Quadrat-Wurzeln aus Fib.-Zahlen.

Theoret. Hauptzahlen:	$10 . \sqrt{1} = 10$	$10 . \sqrt{2} = 14{,}1$	$10 . \sqrt{3} = 17{,}3$	$10 . \sqrt{5} = 22{,}3$
Empirische Werte:	10	14	17—18	22

Theoret. Hauptzahlen:	$10 . \sqrt{8} = 28{,}2$	$10 . \sqrt{13} = 36{,}0$	$10 . \sqrt{21} = 45{,}8$
Empirische Werke:	28	36	45—48

Theoret. Nebenzahlen:	$10 . \sqrt{10} = 31{,}6$	$10 . \sqrt{16} = 40{,}0$	$10 . \sqrt{26} = 51{,}0$
Empirische Werte:	32	40	51

Theoret. Nebenzahlen:	$10 . \sqrt{18} = 42{,}4$
Empirische Werte:	42

Im ersten Abschnitte nun hatten wir ja bereits die Erscheinung der partiellen Variabilität studiert, und dabei also ge-

funden, daß auch da im Prinzipe und, abgesehen vielleicht von einer Differenz bezüglich des Maximums, auch absolut dieselben Regelmäßigkeiten sich darstellen, wie wenn wir unser Augenmerk in gleichmäßiger Weise „ohne Wahl" bestimmter Organe beliebigen solchen, natürlich stets homologen, zuwenden. Auch hier nun untersuchte ich wieder, ob auch hier dasselbe Resultat sich ergäbe. So achtete ich auf die Ausbildung von Phyllomen, die von den unteren Ästen herrühren, sowie solchen, die aus der Kronengegend stammen. Hierbei wurde es jedoch vermieden, daß in einem Falle etwa vorwiegend die jugendlichen Blätter der diesjährigen Vegetationsperiode, und im anderen vielleicht die älteren, definitiv ausgebildeten, an ihrer bedeutend dunkleren Farbe und ihrer lederartigeren Konsistenz der Epidermis als solche kenntlichen Verwendung fanden, sondern es wurde stets den letzteren die Berücksichtigung geschenkt. Ich nahm nämlich diese Ermittelungen an einer immergrünen Pflanze vor, und zwar wieder an demselben Strauche von *Buxus sempervirens*, der bereits, ohne daß dabei irgend eine Bevorzugung gewisser Partien beabsichtigt gewesen wäre, das Material zu unserer, eben veröffentlichten Reihe geliefert hatte, mit einem Maximum bei 22.

Auch jetzt nun sehen wir wieder die völlig gleichen Gipfelzahlen, ja sogar denselben primären Gipfel in beiden Reihen (siehe folgende Tabelle), indem, vielleicht aber auch nur infolge einer zu geringen Zahl von Messungen, jeweilig nur die Schwerpunktsordinate und andere zu berechnende Konstanten unserer darzustellenden Variationspolygone abweichen mögen. Ich meine aber, daß jedenfalls trotz alledem nur wieder dies hervorgehen kann, daß in gleicher Weise ein einheitliches, gesetzmäßiges Wachstum statthat, und in dieser Hinsicht kein Teil eines Organismus durch seine Lage eine Ausnahme bildet.

Vergegenwärtigen wir uns nun aber die gestaltende Einwirkung des Lichtes, (35) und erinnern wir uns jetzt speziell an die Veränderungen, die sein Mangel beispielsweise in der Tektonik des Buchenblattes (36) in so durchgreifender Weise bezüglich der Ausbildung des Pallisaden- und Schwammparenchymes, der Interzellularen etc. hervorruft, so möchte man aber wohl meinen, daß wenigstens zwischen Sonnen- und Schattenblättern eines Stockes auch bezüglich der Gipfelzahlen ein prinzipieller Unterschied bestehen könnte.

Deshalb nahm ich nun auch in der Richtung jetzt Untersuchungen vor, besonders auch durch den Standort unseres Strauches begünstigt, dessen östlicher und südlicher Teil nämlich durch kein anderes Gebüsch beschattet war, während hingegen die westlichen und nördlichen Partien dicht an einen mit Unterholz durchsetzten, starkbelaubten, völlig schattigen Hochwald grenzten.

Da nun bemerken wir allerdings in unseren folgenden betreffenden Reihen, die die statistischen Verhältnisse repräsentieren, einen Unterschied, wie er ja auch durch die starke entgegengesetzt wirkende Selektion von vornherein zu erwarten stand. Aber selbst hier ist es nicht eine prinzipielle Differenz, sondern eben auch nur eine Verschiedenheit in der Lage des Hauptgipfels, der einmal

wieder auf 22, dann auf 17 liegt, also stets Zahlen, die wir, wie auch die übrigen diskontinuierlichen Varianten als solche bereits kennen lernten. Auch hier also erfährt eine gewisse Unabhängigkeit und Widerstandsfähigkeit der Pflanzen gegenüber äußeren Einwirkungen, sowie die Beschränktheit des Einflusses der Zuchtwahl durch die selbst jetzt noch gesetzmäßigen Variationen ihren eindeutigen Ausdruck.

Länge der Blätter von *Bux. sempervir.* von der unter. (Reihe I) und ober. (Reihe II) Region.

mm:	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
Frequenz:	4	6	12	12	19	31	38	36	42	47	47	39	52	55	61	59	44	39	29	21	22	21	14	–	–	—	n = 750
„	—	—	—	3	5	15	19	17	29	42	47	41	56	61	72	65	59	48	29	32	35	29	18	12	13	3	n = 750

Länge der Blätter von *Bux. sempervir.* von Licht- (Reihe I) u. Schattenseite (Reihe II).

mm:	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	
Frequenz:	5	10	11	14	22	31	32	40	54	56	54	61	69	78	71	65	60	52	49	50	39	24	19	18	11	4	1	n = 1000
	10	16	17	24	33	42	43	56	69	68	65	60	54	55	52	47	38	36	35	41	39	34	29	21	16			n = 1000

Können, ja müssen wir nunmehr also, all unseren übereinstimmenden bisherigen Erfahrungen zufolge mit Recht mit Hilfe eines Induktionsschlusses der Meinung sein, daß überhaupt an allen Objekten, wo das Wachstum einen gleichen Fortschritt nach zwei Dimensionen hin ergibt, ebenfalls stets die völlig gleichen Entwicklungsgesetze obwalten, indem eben stets die erhaltenen Zwischenklassen diskontinuierlich variieren, so darf es nun wohl auch als berechtigt gelten, wenn ich mich nun jetzt bei der weiteren Berücksichtigung von Fällen, wo durch die „Ernährung" wieder eine „anormale", d. h. von der gewöhnlichen Form abweichende Entwickelung bedingt wurde, lediglich auf das empirische Studium dieser absonderlichen Fälle beschränkte, und auf die, zum Vergleiche wegen der großen Augenfälligkeit der Abweichung entbehrlichen Feststellung der Variationsverhältnisse der „normalen" Form Verzicht leistete. Es kommt uns ja zudem hier weniger darauf an, zu untersuchen, wie sehr die beiden Fälle voneinander differieren, als vielmehr festzustellen, ob selbst für eine solche abweichende Bildung noch unsere ermittelten Regelmäßigkeiten ihre Gültigkeit besitzen. So unterwarf ich also auch demzufolge bei *Majanthemum bifolium*, einer ausgesprochen ombrophilen Pflanze, nur solche Exemplare der empirischen Untersuchung, die von einem Standorte herrühren, wo dank der lokalen Verhältnisse eine direkte, ungeschwächte Insolation jetzt eine ganz bedeutende Reduktion der Größenverhältnisse des Phyllomes verursacht hatte (wie sie ja nach (37) Warming bis zu $^1/_3$ der gewöhnlichen Form des Durchschnittes betragen kann).

Leider nur war die Zahl der Objekte daselbst eine ziemlich begrenzte, sodaß unsere Reihe I der anschließenden Tabelle, die

uns die betreffenden Variationen vor Augen führt, aus nur 200 Einzelbeobachtungen gebildet wird. Deshalb nun sammelte ich auch weiterhin, jetzt von verschiedenen Standorten durcheinander, wo aber stets eine intensive, ungehinderte Besonnung statthaben konnte, auch „mit Wahl“ weitere 300 Blätter, die zwar nicht in der Gesamtheit eine solche Hemmung der Entwickelung aufweisen, wie sie das Maximum der ersten Reihe zu erkennen gibt, wo aber gleichwohl wieder, als bei Minus-Varianten, die typische Größe noch nicht erreicht ist.

In beiden Fällen aber nun erkennen wir auch jetzt wieder, daß auch hier ebenfalls unsere Gesetze das Wachstum beherrschen, daß wieder nicht Zufall und Willkür trotz der offenbar doch schädlichen Wirkung von außen her obwalten, und daß selbst die stärkste Selektion keine fundamentale Differenz herbeizuführen vermag.

Breite des Blattes e. *Majanth. bifol.* von sonnigem Standorte.

mm:	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
Frequenz:	1	1	2	12	15	17	16	21	24	29	28	12	10	5	3	3	1	—	—	—	—	—	n = 200
„					4	10	12	14	29	32	27	19	24	27	29	38	27	2	2	2	1	1	n = 300

Indes kennen wir aber doch auch Fälle, wo morphogene Reize in deutlichster Weise den „Bauplan“ nicht nur quantitativ, graduell, sondern auch qualitativ zu ändern die Pflanzen veranlassen können. Ich meine hier natürlich nicht die Erscheinungen der „direkten Selbstanpassung“, wie sie durch die Forschungen und Versuche von Constantin, Volkens, Stahl, Vöchting, Lesage, Frank, Askenasy, Goebel, Gräbner etc. bekannt wurden, sondern habe jetzt vielmehr die Fälle im Auge, wo parasitäre Einwirkungen störend Deformationen bedingen, wo Schmarotzer sich im Gewebe der Wirtspflanze einnisten. Dieselben üben auf das lebende Protoplasma tiefgreifende Veränderungen aus, indem, wie bei der Gärung etwa durch die Wirksamkeit der Hefezellen die chemische Konstitution der Kulturflüssigkeit ihre Veränderung durch Spaltung der Verbindungen etc. erfährt, entsprechend hier, in einem saftreichen, wachstumsfähigen Parenchyme, mit der Fähigkeit begabt, auf Kosten der aufgenommenen Substanz sich zu teilen und erweitern, eine Umwandlung der ganzen organischen „spezifischen Konstitution“ veranlaßt wird, eine Umwandlung, bei der sozusagen ein andersartiges Plasma bezüglich seiner Gestaltungstendenz entsteht. Es „verschmilzt“ nämlich förmlich ein Teil des Protoplasma mit dem des Parasiten, und naturgemäß gelangen dann bei der Bildung eines Gewebekomplexes äußerlich auch andere Formen zur Schau.

Ich entschloß mich nun, schließlich auch noch einem solchen Objekte die Beachtung zu schenken. Dazu schien mir nun von all diesen mannigfachen Erscheinungen der Hypertrophien, Ascidien, Hexenbesen, Krebsen etc., indem auch die Bedingung eines

zweidimensionalen Wachstums von vornherein wenig Auswahl gestattete, recht günstig die *Euphorbia amygdaloides (silvatica)*. Denn deren mit dem *Aecidium* infizierten Blätter dürfen deshalb als „gutes Merkmal" angesprochen werden, weil der parasitäre Einfluß in augenfälligster Weise in einer völlig differenten Gestaltung, die den Unwissenden eine andere Spezies vermuten lassen kann, seinen Ausdruck findet, aber weil trotz dieser Deformation doch nicht etwa eine Verkrüppelung der Phyllome dieselben der Messung schwer zugänglich macht. Auch stand eine Menge Material (in Göttingens Umgebung) zur Verfügung.

Die Variationsverhältnisse, selbst hier nun wieder mit unseren alten Zwischenklassen, vergegenwärtigen wir uns aus folgender Übersicht.

Länge der infizierten Phyllome der *Euphorbia amygd. (silv.)*. (n = 800.)

mm:	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Frequenz:	2	6	14	20	18	24	40	50	42	78	94	80	68	36	32	44	34	24	18	12	16	24	14	10

Es muß also geschlossen werden, daß selbst dieser störende, gewaltsame Eingriff — von einer harmonischen mutualistischen Symbiose kann ja hier gar keine Rede sein — die gesetzmäßigen Teilungen unserer Lebenseinheiten prinzipiell nicht zu beeinflussen vermag, sondern eben nur eine Veränderung bezüglich ihrer Anordnung in der allerjugendlichsten Anlage und in einer Weise, wie sie noch erörtert werden wird, veranlaßt. So können wir nun auch die jetzt abweichende Form des Blattes, die „anomale" mit der „normalen", gesunden, ebenso die durch „Mutation" entstandenen Neubildungen zu ihrer Stammform, ja wohl überhaupt alle homologen Organe, wo nur immer gleiche Entwickelungsprinzipien beobachtet werden, ja, vielleicht alle Erscheinungsformen der organischen Welt — vgl. später — trotz der Verschiedenheit bezüglich der feineren, näheren äußeren Gestalt, und der Stellung in der Stammesgeschichte, in solche Beziehung zu einander stellen, wie etwa die mannichfachen, verschiedenen Kristallformen, in denen beispielsweise der die Spezies „Calcit" bildende kohlensaure Kalk erscheint. Dieselben sind ja alle doch auf dasselbe System zurückzuführen und voneinander abzuleiten. So ist bei uns ja stets die organisierte „Einheit" das Gemeinschaftliche, die wir stets als „Gleiches" auffassen können. Denn selbst eine chemische Differenz wird im Wesentlichen hier keine andere Rolle spielen als bei den zahlreichen je gleichwertigen Teilstücken der Zelle, z. B. den Chlorophyllkörnern einer Art, die, trotzdem ihre chemische Zusammensetzung etwas differiert, gleichwohl in der großen Zahl von gleicher Größe sind, auch sonst gleiches Gepräge zur Schau tragen, und in gleicher Weise ihre Funktion verrichten. Dann aber sind ja auch chemisch verschiedene Mineralien isomorph und vermögen in der gleichen Krystallform aufzutreten.

Werfen wir nun auch hier wieder einen kurzen Rückblick auf unser Resultat des zweiten Abschnittes unserer Arbeit, so finden wir also wieder, soweit der dem Wesen nach bestehende Unterschied zwischen ein- und zweidimensionalem Wachstum eine Konkordanz zuläßt, das Ergebnis des ersten Teiles bestätigt: Auch hier ist das Wachstum diskontinuierlich, und unter allen Umständen gesetzmäßig, und jedenfalls dem Prinzipe nach stets völlig unbeeinflußt von chemischen, physikalischen und biologischen Faktoren. Denn auch hier variieren überall die absolut gleichen Zwischenklassen diskontinuierlich, jetzt im Verhältnisse der Quadratwurzeln aus Fibonacci-Zahlen stehend. So als Quadratwurzeln, im Einklange mit den Tatsachen, weisen sie auf ein nach beiden Dimensionen hin in gleichem Verhältnisse statthabendes Wachstum infolge einer treukonservierten Orientierungsweise der Einheiten, aber wegen ihrer Beziehung zu den Fibonacci-Gliedern wieder auf unsere vindizierte, gesetzliche Vermehrung der organisierten Teilkörper hin, besonders da auch hier keine andere Erklärungsmöglichkeit besteht. Auch hier wieder gibt sich ein recht allgemeines Entwickelungsprinzip zu erkennen.

Bisher nun haben wir uns ausschließlich mit Fällen beschäftigt, wo sich das typische reguläre Längen- wie Flächenwachstum studieren ließ, und dabei also eine Entwickelung im Verhältnisse der direkten Fibonacci-Zahlen bezüglicherweise der Quadratwurzeln aus denselben konstatiert. Diese Erscheinung macht es denn nun ohne weiteres wahrscheinlich, daß da, wo es sich um

III. das normale Körperwachstum der Pflanzen

handelt, nun die Kubikwurzeln aus den Gliedern der genannten Reihe in entsprechender Weise durch das nach der strengen Form des Quételet'schen Satzes ungerechtfertigte Überwiegen einzelner, in ihrem Verhältnisse die Abscisse teilenden Ordinaten auf das gleiche Teilungs- und ein analoges Lagerungsgesetz zu schließen nötigen. Denn auch hier müßte sonst doch immerhin die erste gesetzmäßige Anordnung in der Organanlage sowie die Beziehung zur Lamé'schen Reihe noch jeder Begründung entbehren, wenn sich auch für einen eventuell zu beobachtenden gleichmäßigen Fortschritt der drei Dimensionen der auf unsere Teilkörper ausgeübte Druck und somit sich ergebende Zwang, in der bestimmten Orientierung zu verharren, geltend machen läßt.

Um nun diese Frage zu entscheiden, schlug ich zwei verschiedene Wege bei der Untersuchung ein, indem aber jedesmal die erhaltenen Werte wieder nach der bewährten statistischen Methode verwertet wurden. Leider nur traten mir bei meinen diesbezüglichen Arbeiten in gewisser Beziehung eine Reihe von Schwierigkeiten in den Weg, die, sonst aber auf die Richtigkeit und Brauchbarkeit der Ergebnisse ohne den allergeringsten Einfluß, vor allem

in dem Mangel an geeignetem Materiale zu Beginn meiner Untersuchung im Frühjahre ihren Grund haben. Trotzdem aber dürfte also klar und eindeutig der Beweis der Richtigkeit unserer Vermutung erbracht sein, sodaß ich bereits diese vorläufigen Feststellungen des Zusammenhanges halber jetzt durch Publikation der Kenntnisnahme weiterer Kreise zugänglich machen möchte. Denn sie geben vielleicht Veranlassung, daß auch von andrer Seite her analoge Prüfungen eingeleitet werden.

So stellen zunächst die Samen von *Amygdalus communis* („süße" Mandel, ohne Perikarp) wenig homogenes Material dar. Auch erweist sich durchweg die dritte Dimension so gering bezüglich ihrer Größe, daß auf ihre Messung Verzicht geleistet werden mußte; da ja dieselbe Werte ergeben hätte, die nur durch Berechnung von Brüchen auf ihre Übereinstimmung mit der Theorie hätten geprüft werden können. Dies mochte natürlich wenig empfehlenswert und unsicher, andrerseits aber, im Hinblicke auf das erzielte Resultat, auch entbehrlich erscheinen. Denn an und für sich muß ja das Auftreten einer Zahl im Werte der Kubikwurzel schon allein für entsprechende Gesetzmäßigkeiten auch der anderen Dimensionen, mathematisch eindeutig, garantieren.

Die Zahlenverhältnisse, wie sie nun bei der Messung zunächst der Länge resultierten, stellt folgende Tabelle dar.

Größe der Länge des Samens von *Amygd. comm.*

mm:	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
Frequenz:	4	6	8	30	40	84	162	164	132	168	108	46	12	20	14	2	ca: n = 1000

Auch hier war wieder der Millimeter als Maßeinheit zugrunde gelegt, und die Messungen nun mit Hilfe einer guten Schubleere ausgeführt worden. Daher dürfte wieder jeder Irrtum inbezug auf die Größenzahlen ausgeschlossen sein, da ja mit dem Nonius auch in Fällen, wo die Länge nicht genau mit dem Ende eines Multiplen der Einheit kollidierte, durch leichte und sichere Feststellung der größeren Annäherung an eine der beiden in Frage stehenden Größen eine zuverlässige Entscheidung herbeigeführt werden konnte.

Wie nun ersichtlich, haben wir es auch hier, trotz der für eine so geringe Variationsweite doch genügenden Zahl von Untersuchungen, wo doch sicher das Gesetz der großen Zahlen Bernoulli's und Poisson's der Theorie nach seine Gültigkeit haben müßte, wieder nicht mit einer durchaus „normalen" Verteilung der Varianten zu tun. Denn das darzustellende Polygon macht der Tatsache auch entsprechend, ganz den Eindruck einer Summationskurve, wo wieder einige Klassen diskontinuierlich variieren. Es gilt dies für 20, 21 — 23 — 27-28, und, wie die „Andeutung" eines Gipfels verrät, für 17.

Offenbar nun spielen diese Zwischenzahlen auch in unserem Falle im Leben der Pflanze wieder eine wichtige Rolle, und ich meine, da wir doch aus ihnen Schlüsse von weittragender Be-

deutung ziehen wollen, auch hier zuerst wieder den Nachweis schuldig zu sein, daß unsere Maxima echte, wahre Gipfel sind, die sich als solche konstant erhalten, und daß sie nicht etwa als „Nachbarzahlen" solcher oder überhaupt völlig zufällig nur anfänglich überwiegen, um bei unendlich vielen Beobachtungen schließlich doch noch kontinuierlich zu variieren. Auch hier will ich nun den Nachweis wieder so einfachst führen, daß ich kurz die Entwickelung der statistischen Verhältnisse demonstriere.

Besonders günstig dürfte es da für unseren Zweck sein, daß je 500 Mandeln bezüglich ihrer Güte etc. verschiedenen Qualitäten angehören, die natürlich als solche zunächst auch gesondert gemessen wurden, und dabei nun folgende Verteilung ergaben.

Größe der Samen von *Amygdal. comm.*

mm:	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	
Frequenz:	2	0	2	10	6	24	66	70	58	108	76	36	6	18	14	2	1. Qualität.
„	2	6	6	20	34	60	96	94	74	60	32	10	6	2	—	—	2. Qualität.

Wir bemerken da, daß inbezug auf die Frequenz der einander entsprechenden Klassen ein Unterschied besteht, ja daß in beiden Fällen wieder einmal andere Hauptmaxima resultieren — selbstverständlich nur infolge der Auswahl seitens der Händler — die so auch auf einfachste Weise die Äquivalenz zweier Gipfel in der Gesamtkurve begründen. Wir konstatieren aber weiter, daß trotzalledem diese beiden verschiedenen Zwischenzahlen in beiden Reihen der Übersicht eine bevorzugte Stellung einnehmen. Denn so überwiegt im ersten Falle 20, 21 als sekundäres Maximum ganz bedeutend, und im anderen Falle deutet 23 ganz deutlich, besonders bei graphischer Darstellung, einen Gipfel an. Offenbar würde sie mit noch viel größerer Frequenz überwiegen, wenn nur der Schwerpunkt mehr nach der positiven Richtung läge. Außerdem aber sind es noch weitere Zahlen, welche uns durch ihre besondere Häufigkeit auffallen, 17 und 27, 28. Diese liegen zwar auch noch innerhalb des Variationsfeldes der zweiten Reihe, aber da genießen sie unter diesen Minusvarianten keine besondere Bevorzugung. Hingegen im ersten Falle treten sie so überwiegend auf, daß sie sich, wie wir aus der Tabelle der Gesamt-Verteilung ja bereits entnahmen, selbst da noch als deutliche Maxima behaupten.

Können wir nun schon hieraus, unter Berücksichtigung all dieser Umstände, mit Recht schließen, daß auch sie keineswegs zufällige, willkürliche Varianten sind, denen keine tiefere, innere Bedeutung zugrunde liegt, sondern daß auch sie infolge der streng regulierten Wachstumsprozesse als Zwischenzahlen auftreten, aber hier nur infolge der künstlichen Auswahl seitens der Händler nicht zur Geltung kommen, so besitzen wir außer dieser Konstanz einen weiteren sicheren Beweis darin, daß bei sonstiger Übereinstimmung dieselben Zahlen auch bei den „Knackmandeln" die kontinuierliche Variation unterbrechen.

Größe der Länge des Samens von der „Knackmandel".

mm:	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
Frequenz:	3	6	3	6	18	24	33	57	39	21	9	1	5	sa: n = 225.

Wie steht es nun aber mit der Breite? Wir hatten bei unseren Untersuchungen des vorigen Abschnittes gesehen, daß da genau dieselben Zahlen überwogen wie bei der Länge, wenn sie meist natürlich auch nur niederere Zahlenglieder der betreffenden Entwickelungsreihe waren. Ein Analogieschluß auf unsere jetzigen Verhältnisse läßt somit erwarten, daß Ähnliches auch hier der Fall ist. Dann aber, im Falle der Richtigkeit unserer Vermutung, wären wir ja in den Stand gesetzt, unsere jetzige, die inneren Vorgänge dartuende Reihe durch weitere, neue zugehörige Glieder zu erweitern. Tatsächlich nun sehen wir uns da nicht getäuscht, denn sowohl bei den Variationen der Breite der „süßen" wie der „Knack"-Mandel finden wir übereinstimmend und konstant 13 als primäres Maximum. Deren Zugehörigkeit zu unserer Reihe dürfte nun schon aus dem weniger bedeutenden, aber doch immer noch genügend auffallenden Überwiegen der 17 bei *Amygdalus communis*, die wir ja auch bei Längenmessung als Gipfel vorfanden, mit Sicherheit zu erschließen sein.

Größe der Breite des Samens von der

1. Süßen Mandel. (n = 1000.)

mm:	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Frequenz:	6	38	118	178	298	226	80	24	24	8

2. Knackmandel. (n = 225.)

mm:	11	12	13	14	15	16
Frequenz:	15	48	84	42	24	12

Fassen wir nun, an der Hand des Ermittelten, unsere Gipfelzahlen alle zusammen, so würde sich also nunmehr die Reihe aus den Gliedern 13 — 17 — 20, 21 — 23 — 27, 28 zusammensetzen, die nun schließlich noch durch weitere Komponenten, wie sie sich bei übriger Übereinstimmung gelegentlich einer Untersuchung der Dimensionen der „Glaszwiebel", einer Varietät von *Allium cepa*, ergaben, eine erwünschte Ergänzung erfahren.

Gerade dieses Objekt erschien mir nämlich wegen seines regulären Wachstums für unseren Zweck recht geeignet. Leider nur lassen sich auch hier nur zwei Dimensionen, die wegen der Kreisform des Querschnittes als Durchmesser natürlich gleiche Größe besitzen, quantitativ bestimmen. Denn die Längenmessung würde wegen der allmählichen Verschmälerung und des allmählichen Überganges der Zwiebel in den Stengel nur unsichere, und somit unbrauchbare Resultate liefern.

Größe des Durchmessers der Glaszwiebel. (n = 240.)

mm:	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Frequenz:	4	—	—	6	8	4	6	16	19	19	42	24	20	24	12	10	6	4	14	2

Auch hier überwiegen nämlich gewisse Klassen 20—23. 24—27—30—33—38, Zahlen, die trotz einiger gemeinsamer von den früheren Reihen deutlich im Zusammenhange abweichen, ganz abgesehen davon, daß das hier von den beiden früheren Arten völlig differente Wachstum schon an und für sich wieder eine völlig verschiedene Auffassung und Deutung erheischt.

Wie nun bereits angedeutet wurde, stehen unsere jetzt ermittelten diskontinuierlichen Variationsklassen bezüglich ihrer arithmetischen Wertigkeit nunmehr mit den Kubikwurzeln aus Fibonacci-Zahlen in Beziehung. Waren nun früher die gelegentlich der Untersuchungen über zweidimensionales Wachstum gefundenen Maxima die mit 10 multiplizierten Quadratwurzeln aus den Gliedern jener Reihe, so sind jetzt unsere Gipfelzahlen direkt mit den ebenso oft vervielfachten Kubikwurzeln identisch, wie die wieder vorzügliche Koincidenz zwischen Theorie und Praxis, aus nachstehender Tabelle ersichtlich, demonstriert.

Gipfelzahlen und ihre Koincidenz mit den Kubikwurzeln aus Fibonacci-Zahlen.

Hauptreihe:

Empirischer Wert:	13	17	20, 21	23, 24
Theoretischer Wert:	$10 \cdot \sqrt[3]{2} = 12{,}6$	$10 \cdot \sqrt[3]{5} = 17{,}1$	$10 \cdot \sqrt[3]{8} = 20$	$10 \cdot \sqrt[3]{13} = 23{,}5$

Empirischer Wert:	27, 28	33	38
Theoretischer Wert:	$10 \cdot \sqrt[3]{21} = 27{,}6$	$10 \cdot \sqrt[3]{34} = 32{,}4$	$10 \cdot \sqrt[3]{55} = 38{,}0$

Nebenreihe:

Empirischer Wert:	30
Theoretischer Wert:	$10 \cdot \sqrt[3]{26} = 29{,}6$.

Auch hier wieder werden wir also zur Annahme unserer Teilkörper und ihrer bereits des öfteren vindicierten gesetzlichen Teilung tatsächlich gezwungen. Hatte uns nun aber die Quadratwurzel auf das Quadrat und seine typischen Eigenschaften verwiesen, von denen wir rückschließend, zur Annahme einer nach beiden Dimensionen in gleichem Verhältnisse statthabenden Stoffzunahme gelangten, so müssen wir nun entsprechend jetzt von der einfachsten dreidimensionalen Form, dem Würfel, ausgehen, und wieder seine charakteristischen Merkmale, die Gleichheit der drei Seiten und ihre rechtwinklige Stellung, zum grundlegenden Ausgangspunkte der Erklärung der Wertigkeit der Zwischenzahlen als Kubikwurzeln machen. Demzufolge hätten wir dann hier ebenfalls anzunehmen, daß wieder, den Tatsachen auch wirklich entsprechend, ein überall hin in einheitlichem gleichen Rhytmus fortschreitendes Wachstum statthat, nach unseren Vorstellungen wieder infolge der gleichbleibenden gegenseitigen Lagerung (selbst im Laufe noch so oft

wiederholter Teilungen) unserer organisierten Lebenseinheiten, die die plasmatische Substanz aufbauen.

Leider waren wir eben bisher noch nicht in den Stand gesetzt, ein im Zahlenverhältnisse der Kubikwurzel stattfindendes Wachstum auch für die dritte Dimension nachzuweisen, da uns jedesmal unüberwindliche Schwierigkeiten in der morphologischen Eigenart der wenigen, zu Gebote stehenden Objekte entgegentraten. Und wenn wohl auch durch das bereits Festgestellte, zumal im Anschlusse an die analogen Erscheinungen beim Längen- wie Flächenwachstume, an der Tatsächlichkeit unserer vermuteten Entwicklung nunmehr jeder Zweifel als beseitigt betrachtet werden darf, um so mehr, als ja das Auftreten einer Kubikwurzel dasselbe auch bei den anderen Dimensionen mathematisch notwendig erscheinen läßt, so hätte ich eben gleichwohl gerne noch zum Überflusse den tatsächlichen Beweis erbracht.

Um nun nach Möglichkeit noch diese Schwäche der Arbeit zu beseitigen, wurde noch die zweite Methode eingeschlagen, deren Ergebnisse nun gleichfalls wieder nicht gegen uns sprechen: Ich bestimmte im Volumeter, einem sorgfältig gradnierten Gefäße, den Betrag der Höhe, in einer Maßeinheit, fast dem Millimeter gleich, ausgedrückt, um den das Niveau des Wassers stieg, nachdem ich jedesmal einen der zu untersuchenden Körper, die Knollen von *Solanum tuberosum* (sog. „Reichskanzler") in dasselbe eingebracht hatte. Es müßten ja dann, da bei ähnlichen Körpern die Volumina im Verhältnisse ähnlichliegender Strecken, letztere also im Verhältnisse der Kubikwurzeln ersterer stehen, wenn wirklich auch hier die Dimensionen in der geforderten Weise im Verhältnisse der Kubikwurzeln aus den Zahlen der Lamé'schen Reihe variieren, die Gipfel der ermittelten Variationen direkte Fibonacci-Zahlen ergeben.

Leider traf es sich nur wieder ungünstig, daß auch unser jetziges Objekt kein besonders gutes Material repräsentiert, da ja ganz natürlicher Weise das Wachstum in der Erde durch den gewaltigen Bodendruck und durch sonstige mechanische Hindernisse, Steine und dergleichen für uns unliebsame, nachteilige Beeinflussung erfahren muß, wie ja auch die Unregelmäßigkeit der Gestalt der Kartoffelknolle genugsam bekundet. Auch konnten wegen einer nicht allzugroßen Zahl der zur Verfügung stehenden Exemplare die Ermittelungen nur in einem Gefäße mit relativ großem Durchmesser, zirka zehn Zentimeter, vorgenommen werden. Denn nur so war ja auf keine, natürlich mehr Einzelbeobachtungen erfordernde Variationsweite, die allerdings auch wieder weitere, zahlreichere Zwischenzahlen geliefert hätte, zu rechnen.

Wie wir nun sehen, fällt der Hauptgipfel in unseren beiden ersten Reihen auf 4, während in der dritten Reihe — deren Material von einem anderen Händler stammt, vielleicht auch einer besonderen Kulturvarietät angehören mag — 6 als primäres Maximum auftritt, aber gleichfalls 4 eine hervorragende Frequenz besitzt. Außerdem aber fällt noch die Andeutung eines Gipfels bei 10 auf, und in den ersten Reihen der Übersicht bei 8. Ebenso sehen wir

12 eine besondere Häufigkeit aufweisen; vergegenwärtigen wir uns nun wieder die ungünstigen Wachstumsbedingungen und erwägen, daß die durch sie bedingte Anomalie um so augenfälliger in die Erscheinung treten muß, je größer das Objekt ist, da es dann ihren Einflüssen natürlich auch am meisten ausgesetzt war, so könnte man wohl vermuten (will man nicht das oft anfänglich zu beobachtende Überwiegen von „Nachbarzahlen" oder etwa unseren Maßstab als ungünstig verantwortlich machen), daß 12 nur infolge der störend einwirkenden äußeren Einflüsse statt 13 diskontinuierlich variiert. Dann aber hätten wir durchweg Zahlen, die in glänzendster Weise mit den verlangten kollidieren.

Kartoffeln. Steigen des Wassers im Volumeter um die Einheitsstrecke.

Klasse:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Frequenz:	2	10	68	96	46	28	18	14	4	4	4	4	2	—				n = 300
	1	11	91	112	81	50	22	18	6	4	—	3	1	—				n = 400
	—	—	15	31	31	46	34	23	15	13	5	5	3	—	2	1	1	n = 225

Doch sprechen jedenfalls auch so, ohnedies, trotz der geringen Abweichung, unsere Ergebnisse von dieser Seite her durchaus nicht gegen unsere logisch begründete, dem Zusammenhange nach notwendige, bezüglich ihrer Richtigkeit auf anderem Wege auch bereits bestätigte Annahme eines Wachstumes jetzt im Verhältnisse der Kubikwurzeln aus Fibonacci-Zahlen, ebensowenig wie gegen die Voraussetzung unserer Teilkörper und ihrer gesetzmäßigen, einfachen, in der Natur auch beobachteten Teilung: Tatsächlich ist ja auf diese Weise eine, mit keinem wissenschaftlichen Ergebnisse im geringsten Widerspruche stehende, einfache, ungezwungene, vollständige Erklärung zu geben.

Fassen wir nun auch hier unser Resultat zusammen, jetzt aber in Mitberücksichtigung unserer früheren Ergebnisse, so würden sich dann etwa folgende Sätze als

Resultat der Arbeit

ergeben:

1. Das organische Wachstum erfolgt schon insofern gesetzmäßig, als die Anordnung der Varianten beim statistischen Verfahren eine solche ist, wie sie den Anforderungen des Quételet'schen Gesetzes entspricht: Stets, die chemischen physikalischen Bedingungen und sonstigen biologischen Faktoren mögen beliebige sein, es mag sich handeln um quantitative oder numerische, individuelle oder partielle, Kon- oder De-Variabilität etc., ergibt sich ein Mittelwert jeweilig, um den sich die Variationen mit um so geringerer Frequenz nach beiden Richtungen bei linearer Darstellung gruppieren, je entfernter sie ihm stehen.

2. Im Gegensatze zur Variation anorganischer Merkmale, wo zwar auch die Kollektivmaßlehre ihre Anwendung finden kann, aber bei wiederholten Untersuchungen auch desselben Merkmales stets andere Gipfel resultieren, ist das Maximum, das bezüglich

seiner Lage durch die spezifischen Eigenschaften des Objektes bedingt ist, in der großen Zahl hier dasselbe, und konstant, selbst wenn das Material von verschiedenen Standorten stammt. Selbstverständlich können dabei nie die völlig gleichen Ernährungsbedingungen vorausgesetzt werden, und so ist daraus, wie auch besonders aus der trotzdem bei genügend großer Untersuchungszahl zu beobachtenden Übereinstimmung seiner relativen Häufigkeit der Nachweis erbracht, daß der Gestaltungsprozeß bis zu einem gewissen Grade unabhängig von äußeren Faktoren verläuft.

3. Weiterhin bestätigt diesen Schluß die Frequenz der übrigen Varianten. Stellt man sich nämlich, vorausgesetzt stets eine genügende Zahl von Beobachtungen, die prozentuale Häufigkeit dar, so erkennt man, daß, wie die Größe der Neigung, einen bestimmten Mittelwert hervorzubringen, auch die Größe der Tendenz, auf einer früheren oder späteren Entwicklungsstufe als Minus- oder Plusvariante stehen zu bleiben, erblich geregelt sein und dem Plasma inhärieren muß.

4. Nur wenn Kurven einander gegenüber gestellt werden, deren Material von Standorten herrührt, wo einmal eine nachhaltige, einen gewissen Grad der Stärke überschreitende Selektion wirkte, respektive, wo im anderen Falle die Entwickelung durch keine solche oder eine entgegengesetzt wirkende beeinflußt wurde, ist zwischen den beiden Polygonen eine Differenz zu konstatieren, die nun bestehen kann:

a) in einer Verschiebung der Schwerpunktsordinate,
b) im Auftreten eines neuen Gipfels.

5. Indes ist trotzdem die Wirkung eine beschränkte, und jedenfalls vermag Zuchtwahl, der äußere Einfluß keine neuen Sippen, die ein neues konstantes Merkmal aufweisen, zu erzeugen. Denn wenn nicht innerhalb einer Art erblich fixierte „Rassen" (wie bei den *Umbelliferen*) bestehen, ergeben sich keine Kombinationspolygone, und so ist dadurch auch weiter gewährleistet, daß durch fluktuierende Variabilität keine neuen Arten entstehen. Die teilweise Unabhängigkeit des Wachstumsphänomenes von dem „monde ambiant" zeigt sich aber evident noch in anderer Weise, die aus dem Folgenden klar werden wird.

6. Es treten stets gewisse „Zwischenklassen" auf, die die kontinuierliche Variation unterbrechen, d. h. die Entwickelung ist keine gleichmäßige, sondern eine sprungweise, rhythmische.

7. Dieselben sind konstant und ebenfalls erblich geregelt, ferner je die absolut gleichen, soweit ein gleicher Wachstumsmodus statthat, also an allen homologen Organen, ebenso je bei der Variation der zwei Dimensionen bei Flächen-, und der drei Dimensionen bei Körperwachstum. Sie fehlen nur dann, wenn dank der lokalen Verhältnisse die ganze betreffende Partie der Kurve fehlt, oder durch nur wenige Vorkommnisse vertreten wird.

8. Wenn nun eine Selektion einen Wechsel des Gipfels zur Folge hat, so liegt das neue Maximum dann stets auf einer dieser diskontinuierlichen Klassen, wird also die Entwickelung, die diese typischen Hauptstufen durchläuft, im Prinzipe nie gestört, sondern

eben nur graduell beeinflußt. Es gilt dies für Gigantismus wie Nanismus, sowie Deformationen und Anomalien, als weiter die Pleophyllie und Pleotaxie wie Polykladie.

9. In genau derselben gesetzmäßigen Weise bedingt auch partielle Variabilität, wenn überhaupt, einen Unterschied.

10. Außer der Konstanz und erblichen Regelung kommen nun unseren Zwischenzahlen auch mathematische Gesetzmäßigkeiten zu. Stets sind diese in Beziehung zu bringen zur Fibonacci-Reihe. So teilen die diskontinuierlichen Ordinaten die Abscisse bei Längenwachstum im Verhältnisse der direkten Glieder der Lamé'schen Reihe, bei Flächenwachstum in dem ihrer Quadratwurzeln und bei Körperwachstum dem der Kubikwurzeln. Auf dem Gebiete der numerischen Variation variieren die Simpla und Multipla, je nach der Art der Anordnung etc. und eines eventuellen „Dédoublements" oder weiterer Vervielfältigung, als Zwischenzahlen, auch bei manchen tetrameren Phanerogamen.

11. Somit liegt den untersuchten Organen, wie verschiedenen Familien ein einheitliches Entwickelungsprinzip zu Grunde (mutatis mutandis!).

12. Dasselbe ist rein mechanisch nicht zu erklären. Zwar kann man sich aus der gegenseitigen Beeinflussung in Kontakt geratener Organe das Zustandekommen allgemein von Divergenzen vorstellen, aber allein durch mechanische Begründung ist nie den Gesetzmäßigkeiten bezüglich Frequenz, Konstanz Rechnung getragen. Ebensowenig sind die Regelmäßigkeiten des ein-, zwei- und dreidimensionalen Wachstumes ausschließlich mechanisch zu begründen. So besteht also ein fundamentaler Unterschied zwischen organischem und anorganischem Wachstume. Es dürfte kaum gelingen, durch Darstellung „künstlicher" Pflanzen, beruhend auf der physikalischen Erscheinung der Diosmose etc., und aus der „Protoplasmamechanik" den Gestaltungsvorgang zu erklären.

13. Um nun aber gleichwohl das Zustandekommen der gesetzmäßigen Variation zu verstehen, ergibt sich die Notwendigkeit der Annahme kleinster lebender Individualitäten, die die gesamte lebende Substanz aufbauen. Auf deren gesetzmäßigen, einfachen, im Zahlenverhältnisse des Fibonacci geschehenden, in der Natur auch tatsächlich beobachteten Vermehrung würde dann das organische Wachstum (unter sonstiger Bewahrung unserer jetzigen Anschauungen über Nahrungsaufnahme etc.) beruhen.

14. Zur Erklärung der Wertigkeit der Klassenzahlen bei Längen-, Flächen- und Körperwachstum ist dann weiter einfachst anzunehmen, daß stets die Verteilung der „Einheiten" im Laufe der Teilungen je eine gleiche, einheitliche bei den einzelnen Organen bleibt, wenn einmal erst die Anordnung in der Organanlage durch organische Kräfte geschehen ist. So ergeben sich ja die direkten Fibonacci-Zahlen, so auch ihre Quadratwurzeln und Kubikwurzeln, infolge des dadurch bedingten, je nach ein, respektive zwei und drei Dimensionen in gleichem Rhythmus statthabenden Wachstumes.

Kann nun unsere Hypothese letzter lebender Einheiten schon deshalb als vollberechtigt gelten, da sie gewisse Erscheinungen ohne Widerspruch zu erklären vermag, so muß sie aber ganz natürlich noch einwandsfreier in jeder Weise erscheinen, wenn wir sie auch mit Vorstellungen, zu denen Phänomene ganz anderer Natur und andere Reflexionen führten, in Einklang bringen können.

Daß nun wirklich auch bereits von anderer Seite her ähnliche Gebilde vorausgesetzt werden mußten, und daß wir mit diesen unsere Teilkörper identisch halten können, das möchte ich nun jetzt, besonders, weil daraus auch weitere direkte Vorteile für unsere Auffassung resultieren dürften, und da unsere hier vorgebrachten Grundanschauungen von den bestehenden, meistverbreiteten Ansichten speziell über den Wachstumsprozeß ziemlich abweichen, unter stetiger Bezugnahme auf denselben demonstrieren:

Schon durch die allerersten anatomischen Forschungen auf botanischem Gebiete, die der Italiener (38) Marcelius Malpighi 1674 und der Engländer (39) Nehemias Grew 1682 vornahmen, gewann man ja durch die Entdeckung des zellulären Baues der Organismen einen hübschen Einblick sowohl in die Tektonik der Lebewesen, wie auch besonders in die Natur des auf Teilung der organisierten Materie unter steter neuer Stoffaufnahme und Verarbeitung in homogene Körpersubstanz beruhenden Wachstumsphänomenes. Denn waren ja wohl auch die Vorstellungen, die man sich über diese eigenartigen Gebilde machte, selbst nach den bahnbrechenden Untersuchungen von (40) Wolff, (41) Oken, (42) Treviranus, (43) Purkinje, (44) Schleiden etc. in vielen Punkten noch recht mangelhaft, indem man ja so vor allem der doch unwesentlichen, aus dem Plasma erst „ausgeschwitzten" Membran die bedeutsamste Rolle beim Lebensprozesse zugestand, so resultierte doch trotz alledem alsbald als eines der wichtigsten Fundamente der modernen Biologie schon aus diesen anfänglichen Studien die Erkenntnis einer wichtigen Tatsache. Es ergab sich, daß jede einzelne dieser Zellen schon ein eigener, selbständiger Träger der charakteristischen Lebensfunktionen, der Assimilation, des Wachstums und der Teilung ist, eine „Lebenseinheit", um (45) Virchow's Nomenklatur zu gebrauchen, und so durch ihre gesetzmäßigen Teilungen und Segmentierungen, besonders schön und exakt an Meristemen und Vegetationszonen, eben den Gestaltungsvorgang, die Volumenzunahme etc. einleitet, in steter Berücksichtigung des »Principiums minimae areae«, sodaß die auftretenden Zellwände unserem Auge als rechtwinklig sich schneidende Kurvensysteme, die periklinen als eine Schar konfokaler Parabeln, die antiklinen als orthogonale Trajektorieen etc. erscheinen.

Aber, wie man sich nun weiter mit der Physiologie dieser Zellgebilde beschäftigte, mußte man gar bald aus deren Fähigkeit, auf die allerverschiedensten äußeren Reize, auf thermische, optische, chemische, mechanische Einwirkungen in gesetzmäßiger Weise zu reagieren, ebenso aus dem Vermögen, die kompliziertesten, chemischen Prozesse zu vollziehen, und die verschiedenartigsten, auf eigenste Art aufgebauten Substanzen herzustellen, mit Notwendigkeit den Schluß ziehen, daß sie hochzusammengesetzte Körper,

also gewissermaßen selbst wieder „Elementarorganismen" sind, und so für das Wachstum und die Gestaltung in letzter Linie nicht verantwortlich gemacht werden können. Daß sie so selbst wieder aus zahlreichen kleinsten Teilstücken bestehen, dafür mußten weiterhin vor allem noch die bei dem Studium der Ontogenesis gemachten Erfahrungen sprechen, die Beobachtung, daß durch die Vereinigung zweier solcher Zellen, der Ei- und Samenzelle, die Grundlage zur Entwickelung eines neuen Organismus gegeben ist, der die Eigenschaften seiner Eltern, bisweilen die individuellsten, geringfügigsten Züge derselben getreulich reproduziert. Denn eben diese Zellen müssen so die spezifischen Eigenschaften und latenten Merkmale vertretende Individualitäten besitzen, „Anlagen", in deren Gesamtheit das neuentwickelte Lebewesen gleichsam vorgebildet, potentiell enthalten ist, und durch deren Teilungen etc. nun eben ihre Entfaltung statthat.

Tatsächlich nun kam man ja auch gar bald, wie man sich durch weitere phytotomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen orientierte, wirklich morphologisch zu ganz anderen Auffassungen über die Zelle und ihre Bedeutung, indem man zunächst die Schleiden-Schwann'sche Theorie zu Gunsten der besonders von (46) Schultze begründeten Protoplasmalehre aufgab. Es stellte sich nämlich tatsächlich auch heraus, daß sie in Wirklichkeit gar nicht die letzte Lebenseinheit ist, sondern ein höchst kompliziertes Gebilde repräsentiert, in dem die bereits angeführten, für die Organismen typischen Reaktionen noch einer ganzen Reihe von untergeordneten, inhomogenen, morphologisch und physiologisch streng differenten Teilstücken zukommen: Von diesen wären zu nennen die meist mehrere Nukleolos in sich bergenden Nuklei, die von der Zentrosphäre umhüllten Zentrosomen, die als Chloro-, Chromo- und Leuko-Plasten in die Erscheinung tretenden Chromatophoren etc., alles lebende Individualitäten mit großer funktioneller Selbstständigkeit.

Aber auch diese eben erwähnten Körper durfte man bei so beträchtlicher Mannigfaltigkeit der äußeren Erscheinung besonders noch nach Kenntnisnahme der Differenzierung wieder des Zytoplasma in ein schaumartige Alveolen bildendes Alveolar- oder Trophoplasma, und ein fadiges Filar- oder Kinoplasma, vor allem aber nach Entdeckung der gelegentlich der indirekten Kernspaltung, der Karyokinese, eintretenden Chromatin-Teilung ganz offenbar wieder noch nicht als letzte „lebende Elemente" betrachten. Denn so hätte ja, ganz abgesehen von diesen Tatsachen, auf jede Einheitlichkeit und Übersichtlichkeit der Auffassung von vornherein Verzicht geleistet werden müssen, und dann können wohl unsere Teilkörper offenbar auch nicht die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften sein. Auch (47) Wiesner begründet die Notwendigkeit der Annahme einer „Elementarstruktur" in allgemeiner Weise weiterhin: „Wenn im Leben der Organismen der Teilung eine so große und weitausgedehnte Wirksamkeit zufällt, und wenn man den Gang der Forschung erwägt, der uns fortwährend mit neuen Teilkörpern bekannt macht, so muß wohl zugestanden werden, daß

wir in der Teilungsfrage noch nicht bis an das letzte Ziel gelangt sind, und daß es im Organismus noch Teilungsvorgänge gibt, die sich bis jetzt der direkten Wahrnehmung entzogen haben. Es ist deshalb eine, ich möchte sagen, durch den Entwickelungsgang der neueren Forschung uns förmlich aufgenötigte Annahme, daß das Protoplasma noch andere, teilungsfähige, organisierte Individualitäten birgt, ja daß es ganz und gar aus solchen lebenden Teilungskörpern bestehe."

War man aber nun so einmal, falls man nicht jede Möglichkeit eines guten, leichten Verständnisses der physiologischen Prozesse entbehren wollte, zur Annahme letzter, kleinster, wahrer Lebenseinheiten gezwungen, so durfte man auch vor, infolge der Häufung unseres Detailwissens erforderlichen Theorien und Hypothesen nicht zurückschrecken. Zudem war es ja bislang nie geglückt, die allerfeinste Organisation unserer groben, sinnlichen Wahrnehmung zugänglich zu machen, und vorläufig wenigstens dürfte auch nicht die geringste Aussicht dazu bestehen. Denn wenn wir bedenken, daß der überhaupt erst bei starker Vergrößerung sichtbare, dann noch als homogene Masse erscheinende, bei einem Lebewesen, wie beim anderen aussehende Samenfaden unzählige komplizierte Eigenschaften des Vaters auf das Ei überträgt, und daß diese gleiche Substanz die differentesten Wirkungen im Laufe der ontogenetischen Entwickelung ausübt, in der die in Ei und Samen latenten Eigenschaften allmählich erst offenbar werden, so müssen ja hier zweifellos Organisationsverhältnisse vorliegen, die auch mit dem Hülfsmittel der besten Mikroskope kaum erschlossen werden dürften.

Wie nun der Chemiker, um sich ein klares Bild über die näheren Vorgänge und Ursachen der chemischen Prozesse machen zu können, eine eigene Disziplin schuf, die Strukturchemie, durch die tatsächlich auch die Reaktionen verständlich und begreiflich erscheinen, so wurden nun eben in analoger Weise, zum entsprechenden Zwecke, auf wissenschaftlicher Grundlage, auch von Seiten der Biologen, Vorstellungen gebildet von entsprechenden kleinsten lebenden Gebilden, die aber durch eben ihre Lebensfähigkeit in fundamentaler Weise sich von den Einheiten der Chemiker unterscheiden.

Freilich ist ja auch der Biologe, da sich das Organische aus denselben Elementen aufbaut wie das Anorganische, im letzten Grunde ebenfalls auf dieselben Atome und Moleküle verwiesen, aber es gewährt doch eben die Annahme der Elementarstruktur, worauf auch Wiesner hinweist, für das Verständnis aller physiologischen Vorgänge, für Regeneration und Vererbung unschätzbare und unentbehrliche Vorteile. Denn ohnedies erscheinen diese Prozesse völlig unverständlich. Auch ergibt sich so eine unendlich größere, vollständigen Klarheit betreffs des Wachstumsprozesses gegenüber den „verworrenen" Ansichten über Intussuszeption und Apposition. Denn nur durch die Annahme eines letzten lebenden Elementes ist uns ein zwar schematischer, aber vollkommen klarer Einblick (48) in die allerfeinste Tektonik ermöglicht, wie man ihn in den mo-

lekularen Bau beispielsweise eines bei allerstärkster Vergrößerung eben sichtbaren Stückchens einer verholzten Membran nie wird erlangen können. Denn uns ist doch schon die Molekularstruktur des beispielsweise nur aus einer Molekulart sich aufbauenden Diamanten völlig unbekannt, andererseits aber befinden sich, wie die Tinktion lehrt, in großartigster kompliziertester Weise dort neben kristallinen, amorphen und kolloidalen Mineralsubstanzen noch Cellulose, Holzgummi, Vanilin, Koniferin etc., Körper also, deren chemische Struktur uns noch völlig unbekannt ist. Auch ist ja nur durch eine solche Voraussetzung (48) „nicht nur der Organismus selbst auf eine letzte Einheit zurückgeführt, auch die Haut, der Kern und die übrigen lebenden Individualitäten der Zelle erscheinen uns gleich dem Protoplasma unter dem gleichen morphologischen und physiologischen Gesichtspunkte, sie erscheinen als wesentlich gleiche, wenn auch verschieden ausgebildete und verschieden funktionierende Teile der Zelle."

So entstand nun also eben, um unsere Aufmerksamkeit wieder den letzten, fingierten Lebenseinheiten zuzuwenden, z. B. die Lehre von den (49) „Gemmulae" Darwins, dessen provisorische Hypothese der Pangenesis freilich mit der Annahme einer Abgabe und eines Transportes dieser „Keimchen" seltsam anmutet und auch isoliert dasteht. So bildeten sich weiter die Vorstellungen, nach denen andererseits (50) Herbert Spencer, dessen Ansichten sich schon bei (51) Johannes Müller vorfinden, mit seinen, in ihrer Gesamtheit die Organismen zusammensetzenden, durch ihr Vermögen, sich einer speziellen Form anzuordnen, die „organische Polarität bedingenden „Physiological units", ferner (52) Nägeli in seiner Hypothese eines aus Scharen von Micellen aufgebauten, als strangartiges Netzwerk das „Ernährungsplasma" der Zelle durchziehenden, und von hier sich kontinuierlich auf andere Zellen fortsetzenden Idioplasmas, (53) Wiesner mit seinen Plasomen, mit der von (54) Oscar Hertwig begründeten Biogenesis und den Theorien von (55) Strasburger, (56) Driesch, der (57) Determinanten-Lehre und Keimplasma-Hypothese von Weismann, und der Lehre der (58) intracellularen Pangenesis von Hugo de Vries gemeinschaftlich den stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften, in allen einzelnen Zellen als gegenwärtig voraussetzen als die „Substanzeinheit", die mit der Fähigkeit der Assimilation, des Wachstumes und der Teilung begabt, die „Anlage des Ganzen", die „Kraft zur Bildung des Ganzen", in sich enthält.

Diesen Gebilden also, zu deren Annahme Gründe ganz anderer Art, als unsere in dieser Arbeit dazu bestimmenden es sind, führten, möchte ich nun auch unsere letzten Teilkörper zur Seite stellen, da ja in allen Fällen dieselben Grundeigenschaften vindiziert werden, und die Kontinuität einer Entwickelung nach einem bestimmten Prinzip ja ebenfalls Vererbung voraussetzt. Und wenn wir nun dann eben auch wie Spencer und Wiesner speziell annehmen, daß, wie die ganze Pflanze sich in viele Millionen von Zellen gliedern läßt, so auch wieder diese Zellen, jede in ihrer Gesamtheit, in allen ihren einzelnen Teilen und Teilstücken sich

aus elementaren Lebenseinheiten aufbauen, die, hier das Plasma nebst seinen mannigfachen differenzierten Körpern, dort aber den Kern, die Lininfäden, Nukleinmassen etc. gesetzmäßig zusammensetzen, dabei aber doch stets als integrierte Teile eines Organismus in organischen Beziehungen zueinander verbleiben, so stellen wir uns ja trotzdem, dem obigen zufolge, mit den übrigen Forschern keineswegs in einen prinzipiellen Widerspruch. Denn dieselben verbinden ja trotz der Verschiedenheit der Bezeichnungen mit ihren kleinsten lebenden Gebilden, im Grunde genommen, stets ein und dieselbe Vorstellung, und so sind ja, wie (59) Hertwig erklärt, die physiologischen Einheiten Spencers, die Plasome Wiesners gleichsam Stückchen des durch den ganzen Körper als Netz verbreiteten Idioplasmas Nägelis. Das ist aber nach der Lehre von ihm, identisch mit seinen mit „spezifischer Energie" ausgestatteten „Artzellen", und zufolge der Anschauungen von Strasburger, Driesch, de Vries, in Berücksichtigung der Äquivalenz der männlichen und weiblichen „Erbmasse", der gleichwertigen Verteilung derselben auf die aus dem befruchteten Eie hervorgehenden Zellen, der Verhütung der „Summierung der Erbmassen", und der „Isotropie" des Protoplasmas in den Zellkernen enthalten. Und von hier aus vermag es dann der Lehre der intracellularen Pangenesis zufolge, soweit es nicht mehr latent, „aktiv" wird, in das Plasma der Zelle einzuwandern, um hier nun den Ausgangspunkt für die mannigfachen Plasmaprodukte zu bilden. Denn es bindet je nach dem „morphologischen Ort" etc. die verschiedenartigste Materie an sich, und nimmt zweifellos auf diese Weise neben der Überlieferung des Charakters auch an der Entwickelung teil.

Außer den erwähnten Vorteilen aber, ganz abgesehen davon, daß so unsere konstatierten Gesetzmäßigkeiten am allereinfachsten ihre ursächliche Motivierung erfahren, meine ich aber mit der Annahme eines Aufbaues der gesamten Zelle aus Plasomen auch noch in anderer Beziehung den beobachteten Tatsachen am besten Rechnung zu tragen. Denn so ist zunächst schon von (60) Wiesner mit positiver Sicherheit in exakter Weise der Nachweis erbracht werden, daß entgegen einer vielverbreiteten Anschauung auch die Haut der Zelle, wenigstens solange sie sich in organischem Wachstume befindet, sich keineswegs als tot erweist, sondern ein lebendes Plasma- und Eiweißstoffe führendes Glied derselben ist. Während dieser Zeit muß sie, weder fibrillär noch geschichtet, aus kleinsten, lebenden Individualitäten, Dermatosomen bestehen. Denn wenn auch wohl meist bei der Teilung von Zellen ein Teil der Membran der Mutterzellwand in die Wandbildung der Tochter eintritt, und der Rest vom lebenden Zellleibe her ergänzt wird, wird doch beispielsweise bei der Sprossung von *Saccharomyces* und der Konidienbildung die Membran „in toto" geteilt, und aus einer winzigen Hautanlage der Mutterzelle unter Beteiligung des Protoplasmas wächst die Tochterzelle heran, die sich unter völligster Abschnürung der Haut von der Mutterzelle ablöst. Zudem gelang es ja auch, beim sogenannten Karbonisierungsverfahren Aggregate von Plasomen der Wahrnehmung zugänglich zu machen.

Dann läßt sich ja auch die Ansicht, daß der den Zellkern umgebende Teil des Protoplasmas, das Zytoplasma, sich nicht aus Plasomen aufbaue, bei unseren Vorstellungen von deren Eigenschaften weder mit den Forschungsergebnissen über die sogenannten „Gallen“, noch mit den Resultaten der Studien über Bastardbildung vereinen, da es sehr wohl auch für die Wachstums- und Gestaltungsvorgänge Bedeutung hat, und so in beiden Fällen auch eine Beeinflussung des ausschließlich von ihm beeinflußten Gewebes resultiert. So ist ja auch die Frucht z. B., die durch Belegung der Pflanze A mit dem Pollen der Spezies B gebildet wird, bezüglich der Gestalt, Größe und Farbe von den der Art A eigenen Früchten höchst different, und gibt bereits den Einfluß des Spermakernes von B zu erkennen. Der ist aber auf das Ei nur durch das diese zwei Kerne umhüllende Zytoplasma übertragen worden, welches auch wirklich eine der den Kern betreffenden gleiche oder mindestens sehr ähnliche Veränderung erfährt, offenbar wieder nur bei gleicher materieller Grundlage denkbar. Zudem mußte ja auch direkt eine (61) „Erblichkeit außerhalb des Zellkernes“ vindiziert werden, zur Erklärung dafür, daß unsere, zu Beginn unseres Abschnittes mehrfach erwähnten Träger spezifischer Funktionen, Stärkebildner, Chromatophoren etc. bei jeder Zellteilung von einer auf die andere Zelle mit übergehen. Bedenken wir nun noch, daß auch die Erscheinung der (62) Merogonie für unsere Ansicht sprechen muß, indem kernlos gemachte Eifragmente nach der Befruchtung durch einen Samenfaden gleichwohl sich zu Lebewesen zu entwickeln vermögen, welche die Eigenschaften beider Eltern reproduzieren können, daß ferner (63) Kern und Plasma sich im Laufe der phyllogenetischen Entwickelung wahrscheinlich erst allmählich aus einer gemeinsamen Substanz, in der sie ja heute noch bei vielen *Nostocaceae, Oscillatoriaceae* etc. vereinigt sind, dem Archiplasma, herausdifferenzierten, und somit zum Teil fundamentale Strukturdifferenzen sicherlich nicht aufweisen werden, so dürfen wir wohl nunmehr aus allen diesen Gründen also mit vollstem Rechte annehmen, daß — wenn überhaupt eine Elementarstruktur besteht; und darauf sahen wir alles hindeuten — sich die Zelle in ihrer vollen Gesamtheit aus unseren lebenden Teilkörpern aufbaut. Dabei ist wohl nicht zu befürchten, daß wir andrerseits Gefahr laufen, der biologischen Bedeutung des Kernes wenig gerecht zu werden und den Grundcharakter der Vererbungstheorien zu verwischen.

Dazu brauchen wir aber gar nicht erst mit Nägeli für die Assimilations- und Wachstumsvorgänge ein besonderes in Kontinuität stehendes, durch den Gesamtorganismus im Zusammenhange sich durchziehendes spezielles Ernährungsplasma annehmend, lediglich dessen letzte Individualitäten für das Zustandekommen der konstatierten Gesetzmäßigkeiten verantwortlich machen, sondern können ruhig mit Wiesner in jedem Plasome ein Vererbungsorgan erblicken. In jedem einzelnen solchen sind dann eben die gestaltenden Kräfte enthalten, die das geteilte durch Wachstum zu einem neuen sich ergänzen lassen, wo schon durch die bestimmte Lage im „Keimplasma“ unter Mitwirkung aller anderen die organische

Entwickelung beeinflussender Faktoren etc., die im Laufe des ontogenetischen Wachstumes eintretende Vielgestaltigkeit begründet ist.

Auf diese Weise ist wirklich in letzter Konsequenz eine letzte, wahre „Einheit“ geschaffen, die das Gesetz der Einheit auch im inneren Baue der Organismen in umfassendster Weise berücksichtigt. Denn ist so ja wohl schon an sich klar, daß die letzten lebenden Elemente sich gegenseitig viel näher stehen werden, als die Zellen und ihre sonstigen Teilstücke einander, so ergibt sich für uns hier direkt die Notwendigkeit der Annahme gleicher Gestalt und Größe noch verständlicher, da ja unsere Einheiten, die den gesamten Organismus aufbauen, aus nur relativ wenigen solchen im „Keimplasma“ ihren Ursprung durch Teilungen nehmen müssen, mögen sie nun im Laufe der ontogenetischen Entwickelung in gewisse Dauerzustände übergehen, oder als „Keimplasome“ ihre Teilungsfähigkeit und Gestaltungstendenz bewahren. Denn wenn wir bei den Variationen aller Dimensionen bei gleicher Wachstumsart je die völlig gleichen arithmetischen Zwischenzahlen diskontinuierlich variieren sehen, so erfährt diese Erscheinung doch offenbar stets ihre einfachste Begründung mit der Annahme eines gleichen Durchmessers unserer Einheiten, und da ja nach (64) Kerners Raisonnement den kleinsten, zum Aufbaue verwendeten lebenden Raumgebilden Kristallform nicht zukommen kann, liegt es nahe, an den höchsten Grad der Symmetrie, an Kugelgestalt zu denken; und wenn nun weiter nicht nur bei dem Wachstume eines einzelnen bestimmten Organes, nicht nur bei den Variationen aller homologen eines Individuums, einer Art, sondern stets, ungeachtet einer Stellung der Spezies in der Stammesgeschichte, abgesehen von unvermeidlichen Beobachtungsfehlern, je ganz bestimmte, einheitliche gleiche Gesetzmäßigkeiten, stets also Zahlen einer mathematisch festgelegten, einheitlichen Reihe zur Erscheinung gelangen, so ist eben diesem Umstande wieder nur so am einfachsten Rechnung zu tragen, daß wir auch eine stets gleiche Größe voraussetzen. Ja, vielleicht ließe sich dies überhaupt für alle Plasome, ohne Rücksicht auf das Organ, das sie jeweilig aufbauen, vindicieren, indem die Multipla, z. B. der zehnfache Wert bei Quadrat- und Kubikwurzeln, dann ihre Begründung in der Art und Weise der Anordnung in der jugendlichen Anlage erfahren. So erklären wir ja auch bezüglich der einzelnen Dimensionen die Differenz je der relativen Lagen des Hauptgipfels bei Messungen der Länge, der Breite, respektive der Tiefe an einem Objekte, daß wir durch die Verteilung der Teilkörper in der Anlage schon die eine oder andere der senkrecht zueinander stehenden Richtung bevorzugt annehmen.

So lassen sich also im großen und ganzen dann die verschiedenen Formen und Organe, wie sie uns an einer Art entgegentreten, etwa den mannigfachen Erscheinungsformen zur Seite stellen, die der Baumeister aus selbst völlig gleichen Bausteinen zu erzielen vermag. Dann dürfte der Unterschied, der zwischen den Spezies bezüglich dieses Baumateriales besteht, bei gleicher Größe und Gestalt etc. ein solcher sein, wie er infolge der inneren Entwickelungsfähigkeit (um einen Vergleich Nägeli's

hier zu benutzen), beispielsweise beim Wasserstoffe eintreten kann, indem sich hier physikalische Eigenschaften verändern, aber stets doch der Grundcharakter des Elementes konserviert bleibt. So würden dann eben eventuelle Veränderungen, die die Keimplasome betreffen, eine Mutation bedingen und so wären vor allem die Rückschläge einer Form zur Stammform, die Fälle von Atavismus, am besten erklärlich. Denn eben nur so ist am besten bei unserer Auffassung, da eben die wieder eintretenden alten Bedingungen das Plasom die alten früheren Eigenschaften besitzen lassen, eine eben so einfache wie tatsächliche Motivierung gegeben.

Jedenfalls aber sehen wir, daß auf diese Weise kein Widerspruch zu irgend einer beobachteten Tatsache besteht, ja daß wir bei einer solchen Wachstumstheorie vielmehr am besten mit Vorstellungen, zu denen Lebensvorgänge ganz anderer Art führten, im Einklange stehen. Da wir nun auch noch mit dem wichtigen als logisches Axiom erscheinenden Faktor rechnen, daß alles Lebende aus Lebendem hervorgeht — omnis cellula e cellula, omnis nucleus e nucles, omne granulum e granulo — so besitzt unsere Hypothese jedenfalls Berechtigung, solange wenigstens, bis wir einmal sicher wissen, wie wirklich die Gesetzmäßigkeiten des Längen-, Flächen- und Körperwachstumes zustande kommen.

Wie ich nun bereits erwähnte, bestätigen unsere empirischen Ermittelungen auch die Richtigkeit der Ansicht des Herrn Hofrat Prof. Dr. Ludwig. Zur Publikation teilt er mir dieselbe in dankenswerter, liebenswürdiger Weise wie folgt mit:

„Das Wachstum der Pflanzen erfolgt diskontinuierlich, in gesetzmäßigem Rhythmus, wie die mehrgipfeligen Variationspolygone mit konstanter Gipfellage beweisen.

Das führte mich zu der Hypothese, daß sich die organischen Einheiten der pflanzlichen (tierischen) Substanz nach bestimmten Teilungsgesetzen vermehren, wobei die Teilstücke sich auf den Raum der ursprünglichen Einheiten ausbreiten, bevor sie von neuem geteilt werden.

Die Teilungsgesetze, welche am meisten Verbreitung haben, sind bei niederen Pflanzen das der Potenzreihe 2^n

1 2 4 8 16 32 64 128 . . . . .

bei höheren das der von mir aufgestellten Reihe

1 2 3 5 8 10 13 16 18 . 21 26 . . .

welche sich durch Einführung von Unterstufen bei der Kaninchenvermehrung des Fibonacci ergibt. Außerdem dürften vielleicht noch die eine oder andere der von mir und später von Wasteels aufgestellten Vermehrungsreihen vorkommen.

Seien allgemein die Zahlen des für die betreffende Art geltenden Teilungsgesetzes der Einheiten bezw. n_1 n_2 n_3 . . ., so werden bei linearem Wachstume die Längen durch entsprechende Hauptetappen hindurchgehen, und die Ordinaten für die Gipfel des Variationspolygones der Länge müssen in dem Verhältnisse $n_1 : n_2 : n_3$

stehen. In dem gleichen Verhältnisse müssen nach der obigen Hypothese die Gipfelordinaten der Variationspolygone der Flächeninhalte und Volumina solcher Gebilde stehen, die während des Flächenwachstumes, bezw. im letzteren Falle des dreidimensionalen Wachstumes ihre Gestalt nicht ändern, d. h. mathematisch „ähnlich" bleiben.

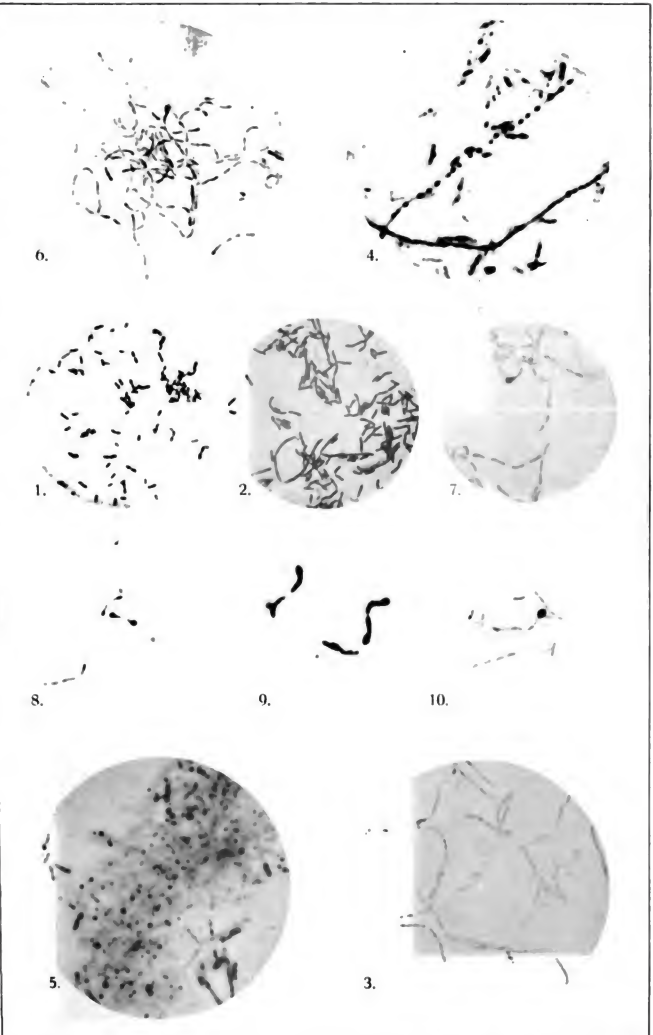
Da sich nun aber ähnliche ebene Figuren wie die Quadrate und ähnliche Körper wie die Kuben entsprechender Dimensionen verhalten, so werden die Gipfelordinaten der Variationspolygone für Längen, Breiten etc. bei Flächenwachstum im Verhältnisse $\sqrt{n_1} : \sqrt{n_2} : \sqrt{n_3} \ldots$, bei körperlichem Wachstume (Früchte, gestauchte Stengel etc.) im Verhältnisse $\sqrt[3]{n_1} : \sqrt[3]{n_2} : \sqrt[3]{n_3} \ldots$ stehen müssen."

Literaturangabe.

1. de Vries, Hugo, Mutationstheorie. Leipzig 1901—1903.
2. Quételet, Adolphe, Anthropométrie ou mesure des differentes facultés de l'homme. Leipzig 1870–71.
3. — Du système social et des lois qui le régissent. Paris 1848.
4. Pearson, K., Contributions to the mathematical theory of evolution. (Phil. Trans. Roy. Soc. London, CLXXXV; A, 71–110, Pls. 1–5; CLXXXII; A, 343—414, 10 Pls.)
5. Ammon, Otto, Zur Anthropologie der Badener. 707 pp. Jena (G. Fischer) 1899.
6. Weldon, W. F. R., Übersicht über seine Werke s. Davenport: Statistical methods with special reference to biological variation. London (Chapmann & Hall) 1904.
7. Bateson, W., vgl. 6.
8. Ludwig, Fr., vgl. 6.
9. de Vries, H., vgl. 1. Bd. I.
10. Verschaffelt, Eduard, Über graduelle Variabilität von pflanzl. Eigenschaften. (Berichte der deutschen bot. Ges. XII. 350—355.)
11. Ludwig, Fr., Ein fundamentaler Unterschied in der Variation bei Tier und Pflanze. (Bot. Jaarboek, Kruidkundig Genootschap Dodonaea te Gent. XI. 1899.)
12. Müller, Otto, Berichte der deutschen bot. Ges. I. p. 35—44.
13. Ludwig Fr., vgl. 6.
14. Pfeifer, Xaver, Der goldene Schnitt und dessen Erscheinungsformen in Mathematik, Natur und Kunst. Augsburg.
15. Ritter von Ettinghausen, Physiotopia plantar. Austriac. Wiener Staatsdruckerei.
16. Reuß, Pflanzenblätter in Naturdruck. Ulm.
17. Waldner, Farne Deutschlands. Heidelberg (C. Winter).
18. Zeising, Adolf, Der goldene Schnitt. Halle 1884.
19. Mac Leod, Over correlatieve Variatie by de Rogge en de Gerst. Handl. II. (Vlaamsch Natuur- en Geneest.-Congress. Gent. p. 42—56.)

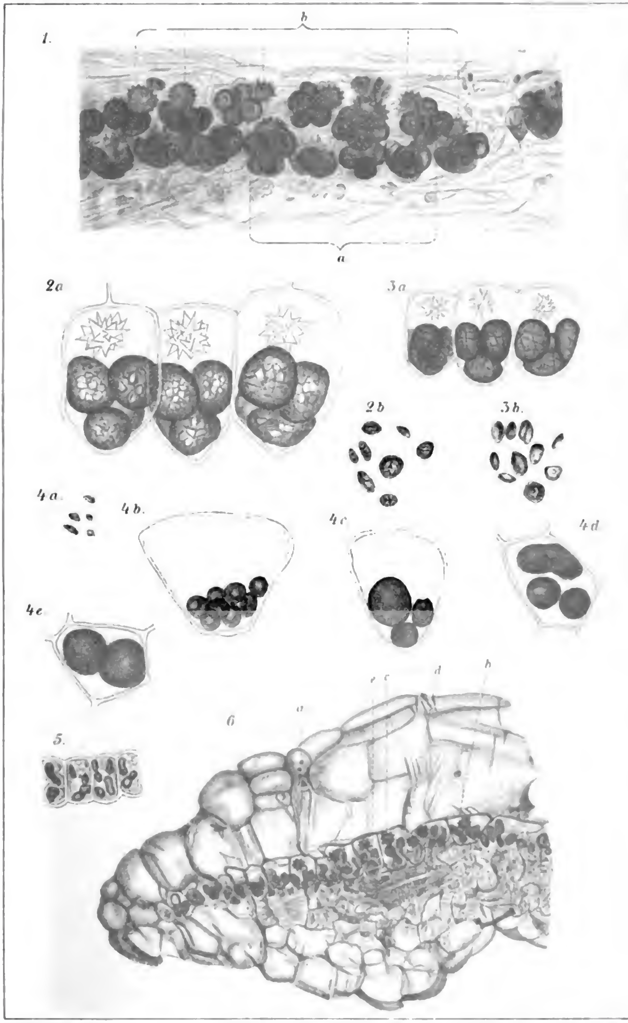
20. Davenport, vgl. 6, 7, 8.
21. de Vries, H., vgl. 1., Mutationstheorie. Bd. I.
22. Francé, R., Bericht aus den „Leipziger Neuesten Nachrichten" vom 30. April 1906.
23. Ludwig, Fr., z. B.: Über Variationskurven. (Bot. Centralblatt. 1898.)
24. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. 1878.
25. Delpino, Teoria generale della fillotassi. Genova 1883.
26. Ludwig, Fr., Berichte der d. b. Ges. 1896. p. 204 ff.
27. — vgl. 11.
28. Vogler, P., Variationskurven bei Pflanzen mit tetrameren Blüten. (Vierteljahrsschrift d. Naturf.-Ges. Zürich. XLII. 429—436. April 11.)
29. Wasteels, Over de ligging der Maxima in Variatiekurven en het voorkomen der Fibonaccigetallen.
30. Vgl. Eichler, Blütendiagramme. Leipzig (Engelmann) 1875—78.
31. Wydler, Flora. 1860. p. 497 ff.
32. de Vries, H., Vgl. 1.
33. Ibidem.
34. Ritter, G., Beiträge zur Physiologie des Flächenwachstums der Pflanzen. (Beihefte z. Bot. Centralbl. Bd. XXII. 1907. Abt. II.)
35. Vgl. z. B. Warming, Ökolog. Pflanzen-Geographie. Berlin 1902. p. 395 etc.
36. Stahl, Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XVI. 1883.)
37. Warming, vgl. 35. S. 17.
38. Malpighi, Marcelius, Anatome plantarum. 1674.
39. Grew, Nehemias, The anatomy of plants. 1862.
40. Wolf, Casp. Friedr., Theorie von der Generation. 1674.
41. Oken, Lehrbuch der Naturphilosophie. 1809.
42. Treviranus, Vom inwandigen Baue der Gewächse. 1806.
43. Purkinje, Jahrbücher für wiss. Kritik. 1840. V. p. 33—38.
44. Schleiden, Matthias, Grundzüge der wiss. Botanik. 2. Aufl. 1845.
45. Virchow, R., Die Zellularpathologie in ihrer Begründung auf physiol. u. patholog. Gewebelehre. II. Aufl. 1862.
46. Schultze, Max, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle.
47. Wiesner, J., Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1892.
48. Ibidem.
49. Darwin, Ch., Das Variieren der Tiere und Pflanzen. Bd. II. Kap. 27. 1868.
50. Spencer, H., Prinzipien der Biologie. S. 258, 276—278. Faktoren der organ. Entwickelung. Kosmos 1886.
51. Müller, Joh., Lehrbuch der Physiologie. 1840. Kap. XVIII.
52. Nägeli, Mechanisch-physiol. Theorie der Abstamm.-Lehre. 1884.
53. Wiesner, vgl. 47.
54. Hertwig, Oscar, Zeit- u. Streitfragen der Biologie. Jena 1894 resp. 1897. Bd. II.
55. Strasburger, Ed., Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang als Grundlage einer Theorie der Zeugung. 1884.
56. Driesch, Analytische Theorie der organischen Entwickelung. Leipzig 1894.
57. Weismann, Das Keimplasma. Jena 1892.
58. de Vries, H., Interzellulare Pangenesis. Jena 1889.

59. Hertwig, Oscar, Allgemeine Biologie. S. 634.
60. Wiesner, J., Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. (Sitz.-Ber. der k. Ak. der Wiss. Math.-nat. Klasse. Bd. XCIII. 1886.)
61. de Vries, vgl. 58.
62. Boveri, Über die Befruchtung und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II. 1895.)
63. Wiesner, vgl. 47.
64. Kerner von Marilaun, Pflanzenleben. Bd. I. p. 550.

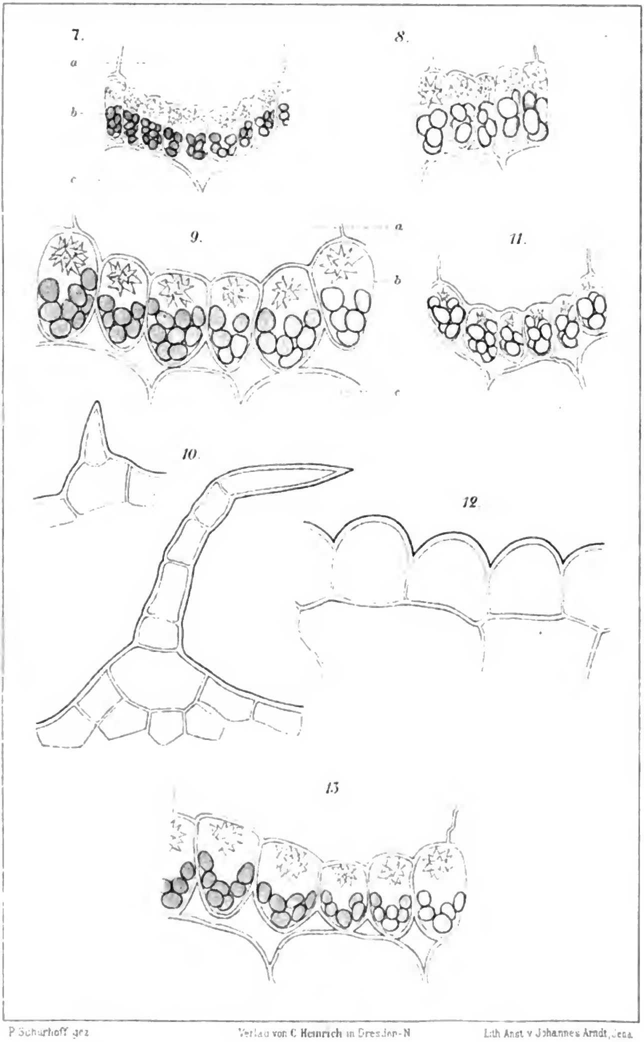


F. Fuhrmann phot.

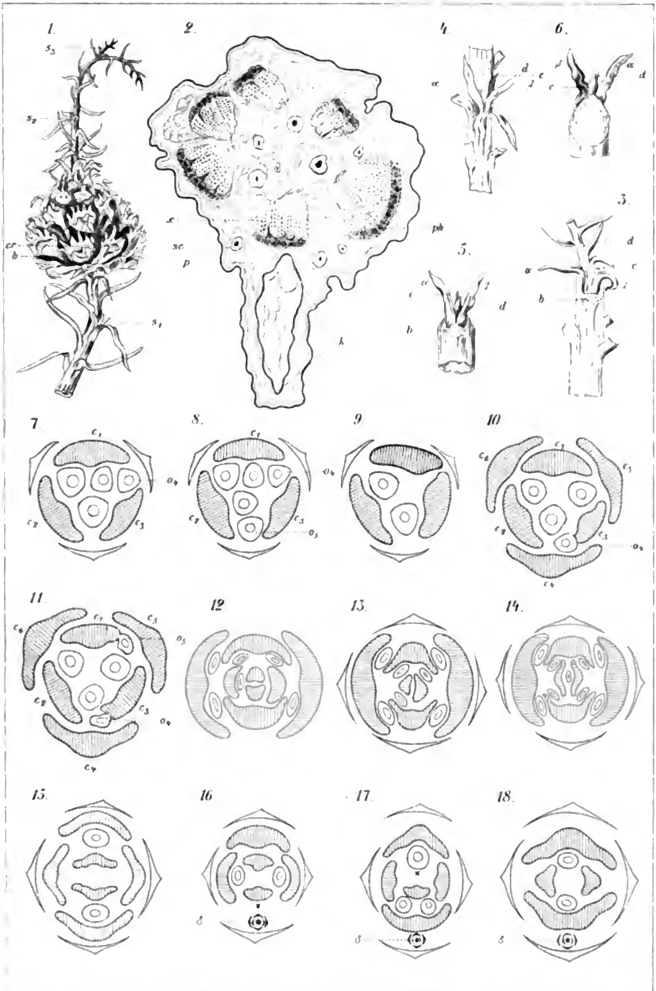
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



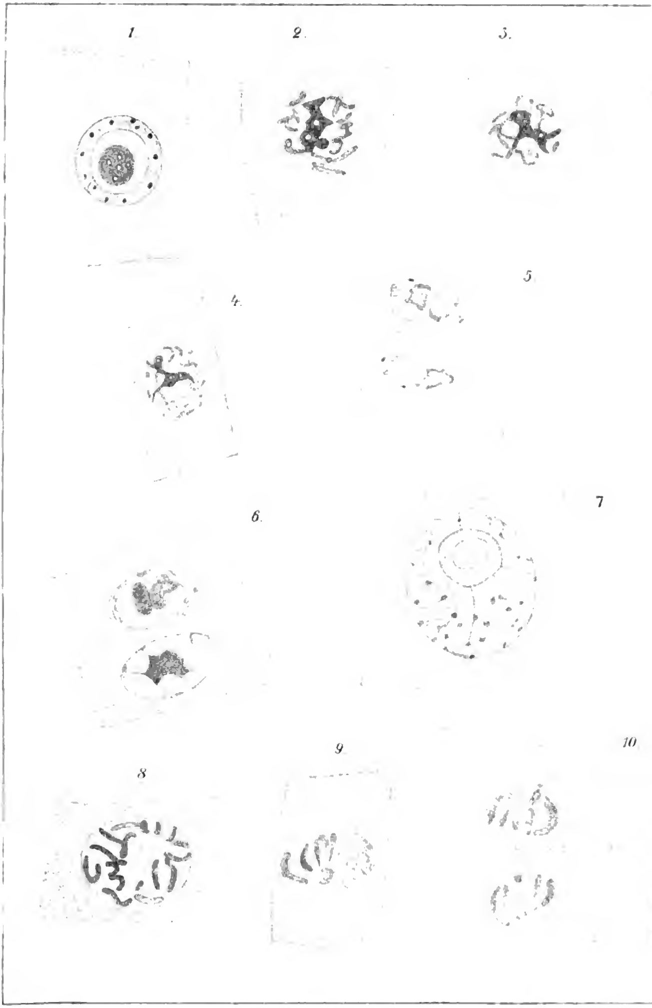
P. Schürhoff gez. Verlag von C. Heinrich in Dresden N. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



P. Schürhoff gez. Verlag von C. Heinrich in Dresden-N. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

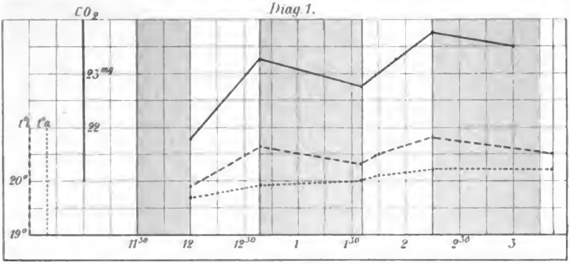


A. Bayer del. Verlag von C. Heinrich in Dresden-N. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

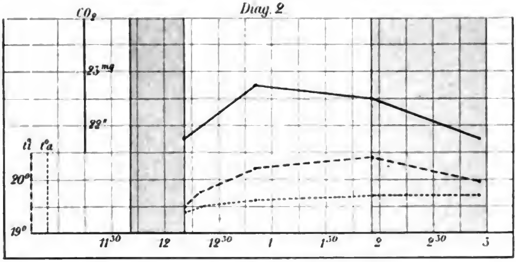


C. Heinrich

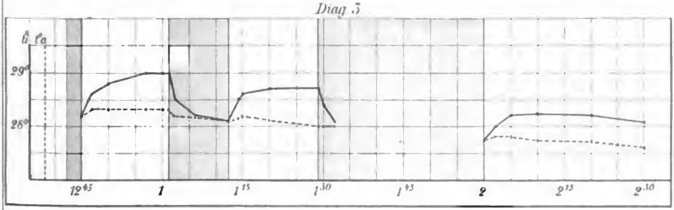
Diag. 1.



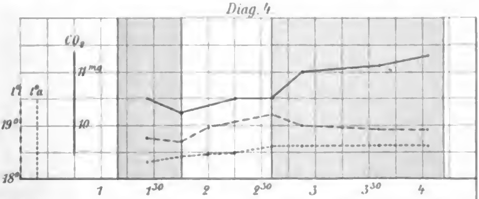
Diag. 2



Diag. 3

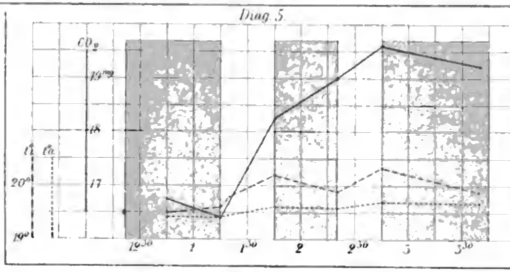


Diag. 4

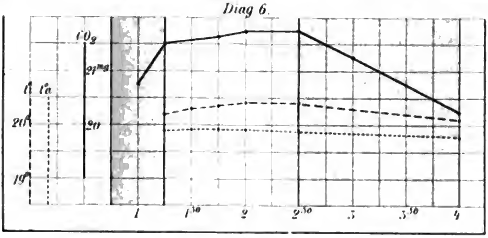


A. Löwschin gez. Verlag von C. Heinrich in Dresden-N. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

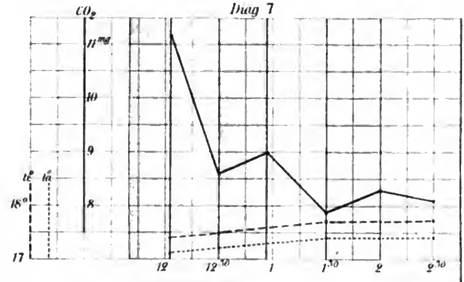
Diag. 5.



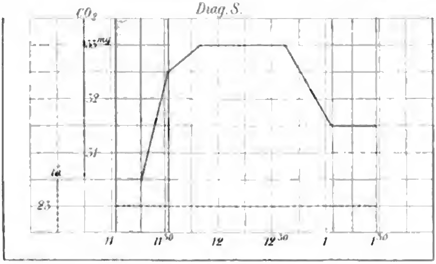
Diag. 6.

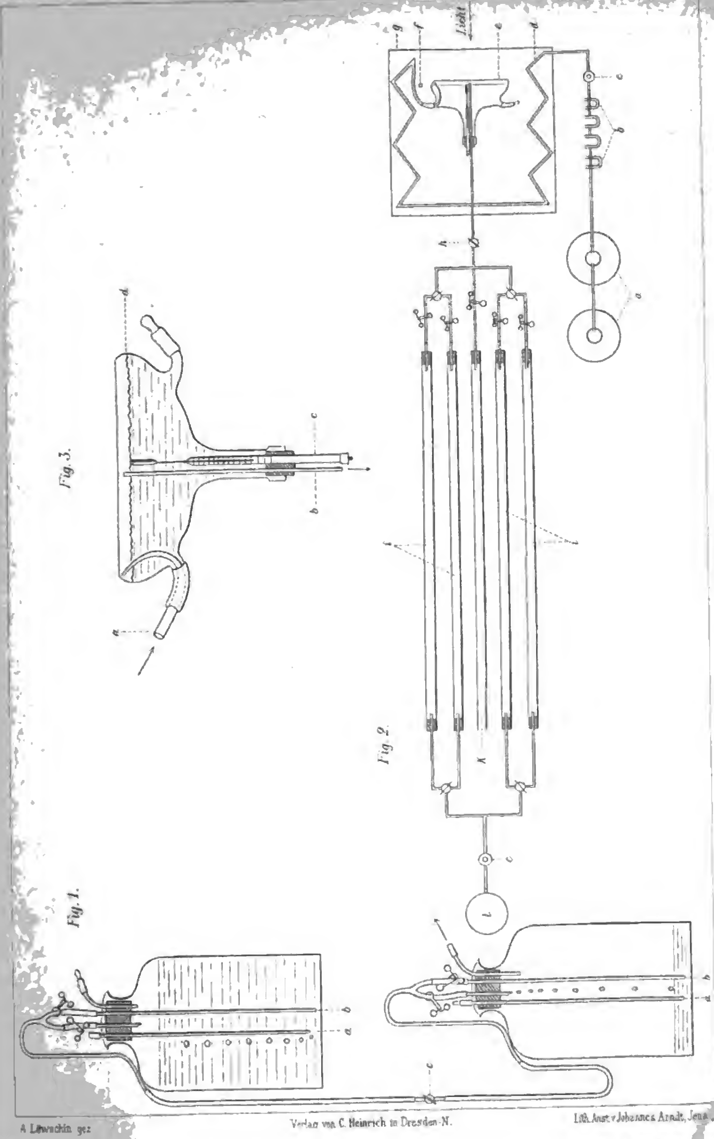


Diag. 7



Diag. 8.



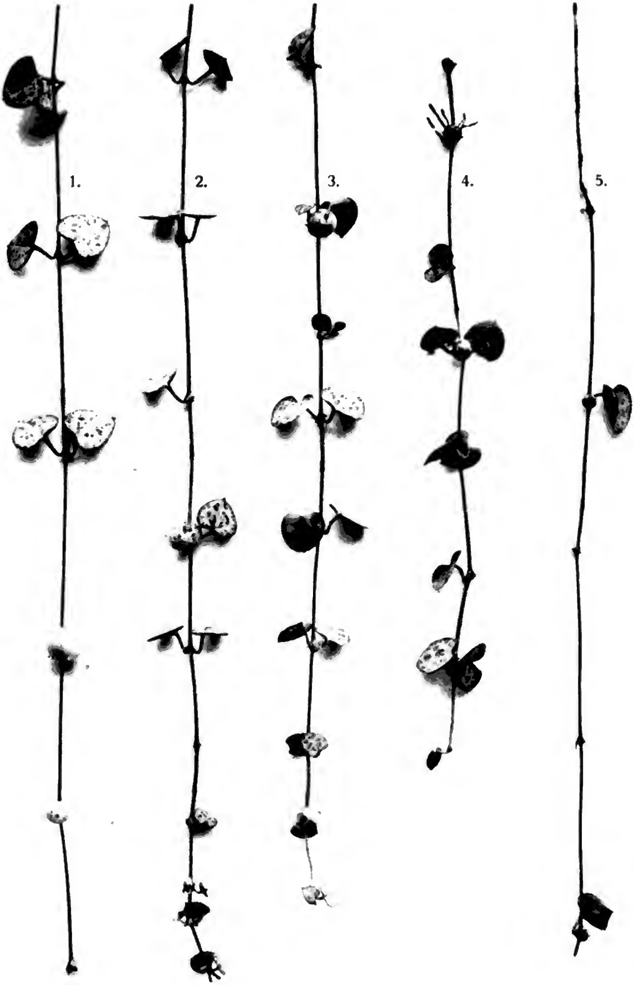


A. Löwschin gez. Verlag von C. Heinrich in Dresden-N. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



J. Glabisz.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.



J. Glabisz. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*

Beihefte
zum Botanischen Centralblatt
Bd. XXIII. Abt. I.

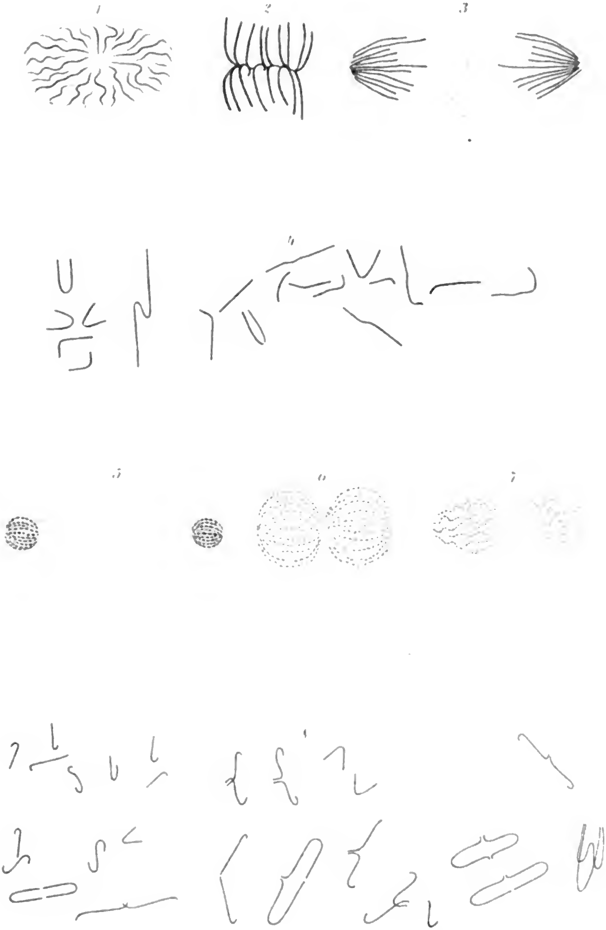
Tafel XI.



Fig. 1.
Ceropegia Woodii
Schlechter.
Habitusbild.
Vergr. 1/10.

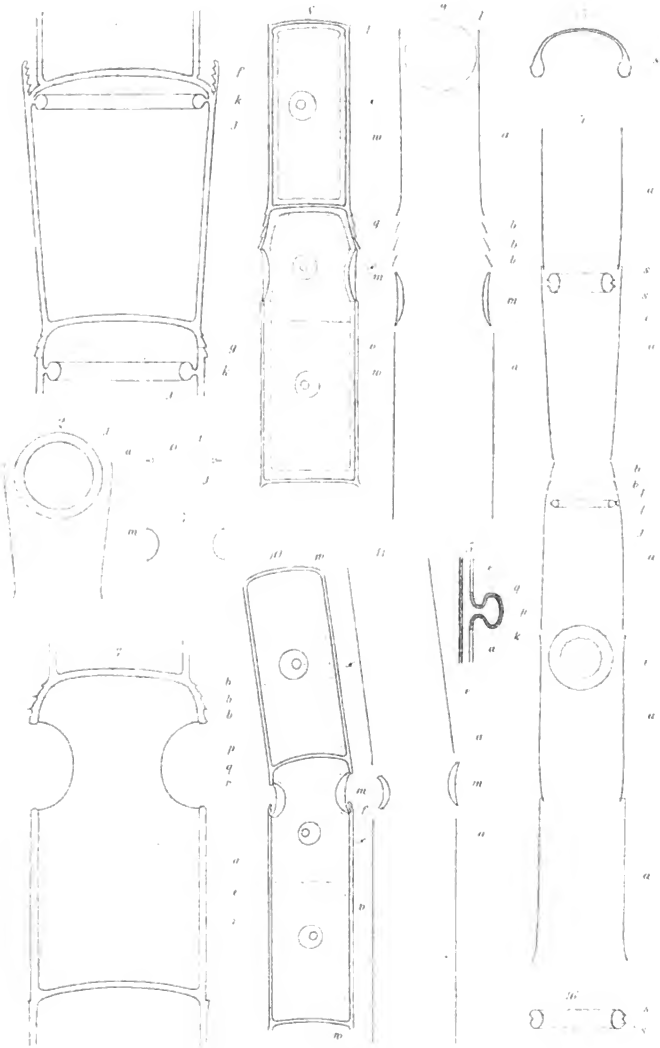
J. Glabisz.

Verlag von C. Heinrich,
Dresden-N.

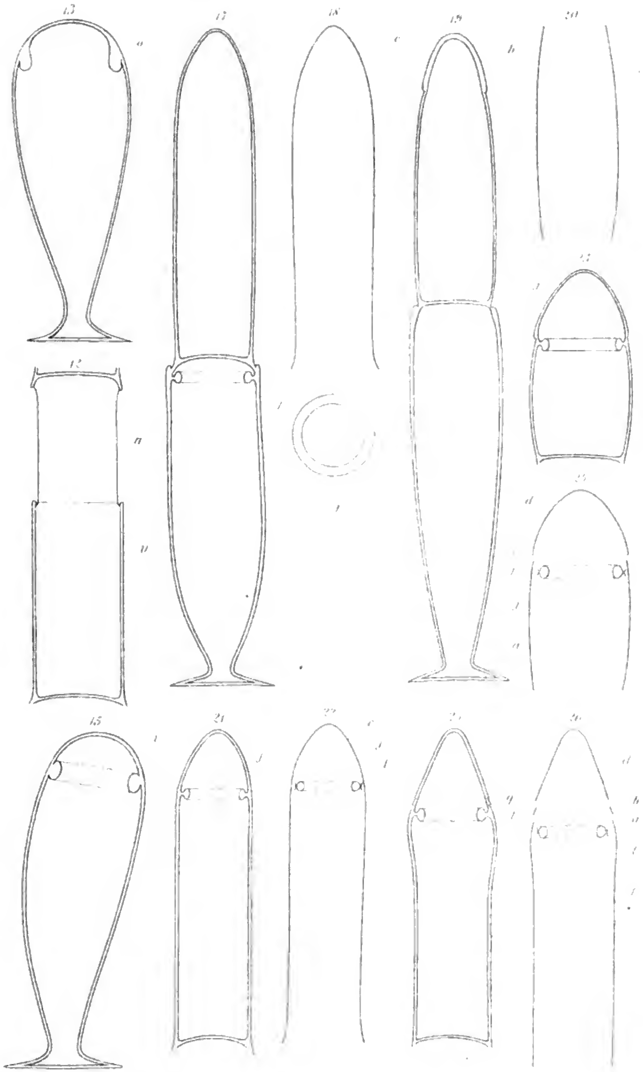


T. van Wisselingh del.

Verlag von C. Heinrich Dresden N.



C van Wisselingh del. *Verlag von C Heinrich Dresden N.*



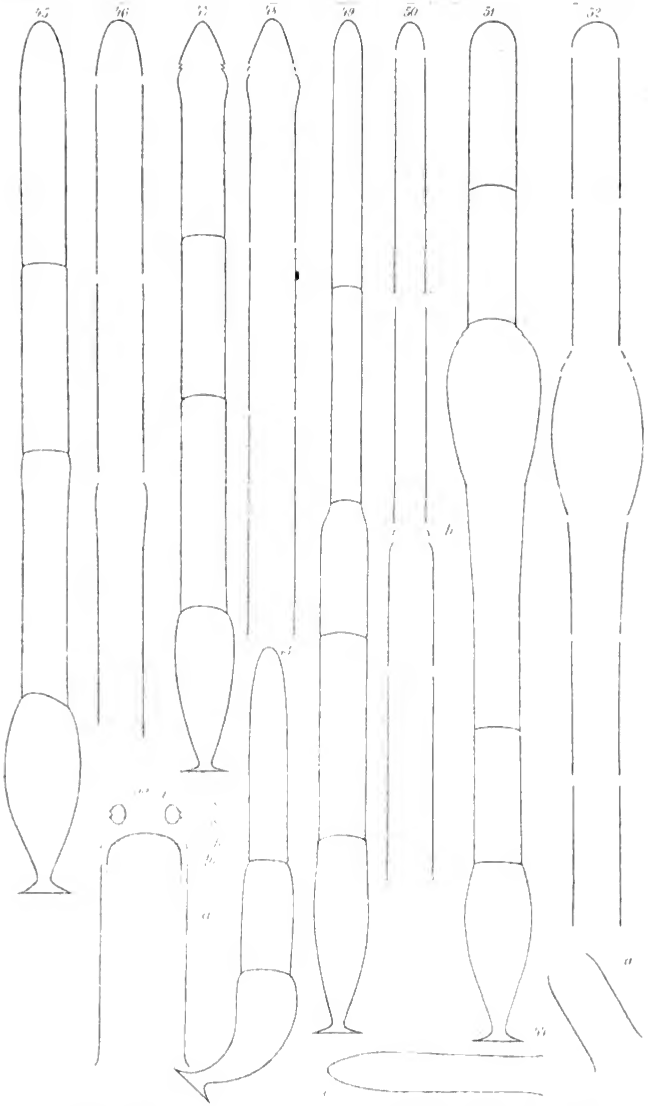
C. van Wisselingh del.

Verlag von C. Heinrich Dresden N.

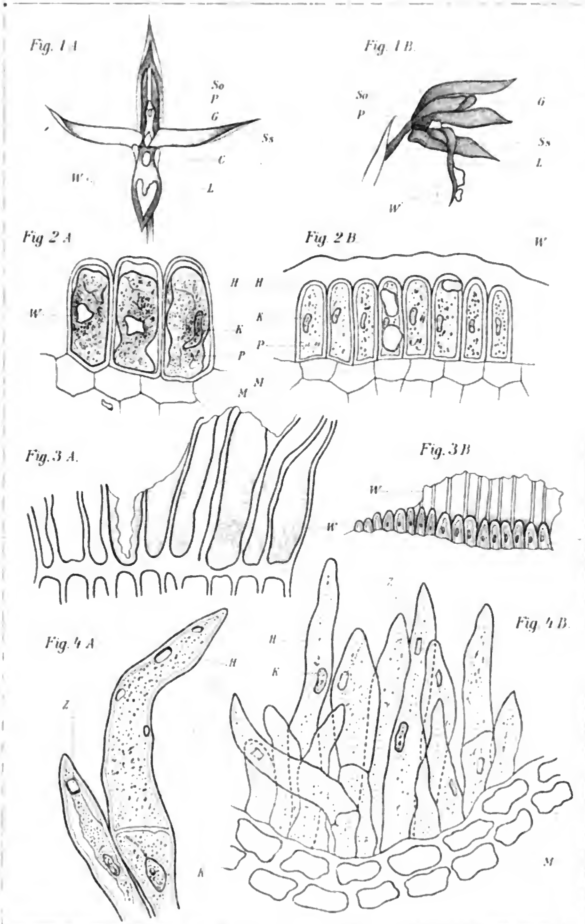


C. van Wisselingh del.

Verlag von C. Heinrich Dresden N.



C. van Wisselingh del. Verlag von C Heinrich Dresden N.


Fig. 1 A.
So
P
G
Ss
C
L
W
Fig. 1 B.
So
P
G
Ss
L
W
Fig 2 A.
Fig 2 B.
W
H
K
P
M
Fig. 3 A.
Fig. 3 B.
W
Fig. 4 A.
Fig. 4 B.
H
K
Z
M

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin in Marburg.

Band XXIII.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

1908
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 18. Mai 1908.

Inhalt.

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—**.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W. 15, Nachodstraße 17, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt" erbeten.